

Comportement de cour de deux espèces de mouches
des fruits *Ceratitis rosa* et *Ceratitis catoirii*.
(Diptera : Tephritidae)
présentes à la Réunion

Par Elisabeth DOS REIS CORREIA

Stage effectué d'avril à septembre 1999,
au sein du CIRAD-FLHOR Réunion
(station de Bassin Plat, Laboratoire d'Entomologie)

Responsable du stage : M. Serge QUILICI

Mémoire présenté le 16 Septembre 1999

Remerciements...

En tout premier lieu, je tiens à remercier Serge Quilici, mon maître de stage, pour l'orientation qu'il a su donner à celui-ci, et parce qu'il a toujours fait de son mieux pour être disponible, malgré son emploi du temps particulièrement chargé, afin de répondre à mes interrogations et de collaborer aux expérimentations que je ne pouvais mener seule.

J'en profite pour remercier également Denise Viale, responsable du DESS pendant cette année encore, qui m'a confortée dans le choix de ce stage.

Par suite, je ne peux décemment pas oublier le personnel du laboratoire (les techniciens Antoine et Christophe, les ouvriers Jim, Serge et "Moutou", et les autres) et tous les temporaires du CIRAD (stagiaires dont Reynald pour le graphique annexe 10, thésards, VATs) dont l'aide technique et les conseils sont toujours d'un grand secours, et la sociabilité très appréciée.

Je souhaite également remercier tous ceux qui ont pu, de près ou de loin, apporter un plus à ce travail, parmi lesquels les membres de ma famille et mes proches qui m'ont toujours soutenue malgré l'éloignement, et la famille Grondin chez qui la convivialité est à l'honneur.

Enfin, je voudrais attribuer une mention spéciale aux membres de mon DESS et du CEEM, pour nous être serré les coudes tout au long de l'année, et surtout dans les moments plus pénibles.

Résumé

Contribution à la mise en évidence des phases du comportement de cour chez le mâle de deux espèces de mouches des fruits (Diptera : Tephritidae) présentes à la Réunion, *Ceratitis (Pterandrus) rosa* et *Ceratitis (Ceratitis) catoirii*.

Mots clés : Tephritidae ; *Ceratitis rosa* ; *Ceratitis catoirii* ; comportement de cour ; appel ; fanning ; sélection sexuelle ; lek ;

Les mouches des fruits représentent des ravageurs très nuisibles à la Réunion, en particulier les Cératites. Alors que la région souhaite développer la fruiticulture pour l'exportation, les moyens de lutte existants contre ces ravageurs demeurent insuffisants. Aussi, il est nécessaire d'acquérir une meilleure connaissance du comportement sexuel de ces mouches, pour pouvoir mettre en place des solutions plus efficaces de contrôle des populations, telle que la lutte autocide.

Notre étude s'est appliquée à la description fine du comportement de cour effectué par les mâles, en particulier au moment de l'assaut, ainsi qu'à la caractérisation de la distribution spatiale des mâles, en conditions naturelles et artificielles, dans la formation de lek. Le choix d'un partenaire exécuté par la femelle a pu également être abordé qualitativement.

Il en ressort que le mâle de *C. rosa* semble avoir un comportement relativement plus violent que celui de *C. catoirii*, cette dernière espèce partageant plus de similitudes avec la célèbre mouche méditerranéenne des fruits, *C. capitata*. De plus, la formation du lek ne paraît pas présenter de hiérarchisation des individus, alors qu'une dynamique interne l'anime. Les interactions qui en découlent ne paraissent pas conférer d'avantage particulier à la primauté. Quant au choix du partenaire, il incomberait donc principalement à la femelle et comporterait une succession d'étapes de choix.

SOMMAIRE

REMERCIEMENTS...	2
RÉSUMÉ	3
PREMIERE PARTIE : INTRODUCTION	5
.1 GÉNÉRALITÉS : L'ÎLE DE LA RÉUNION	5
.1.1 Etat des lieux	5
.1.2 Potentiel agricole	5
.1.3 Le problème : Les Téphritides	6
.2 LES MÉTHODES DE LUTTE ACTUELLES ET LE RÔLE DU CIRAD	7
.2.1 Dégâts occasionnés	7
.2.2 La lutte chimique classique	7
.2.3 La lutte chimique raisonnée ou améliorée	8
.2.3.1 Le traitement par tâches	8
.2.3.2 Le piégeage sexuel	8
.2.4 La lutte biologique	8
.2.5 Le Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement (CIRAD)	9
DEUXIEME PARTIE : MATÉRIEL ET MÉTHODES	10
.1 BIOLOGIE ET ECOLOGIE DES TÉPHRITIDES À LA RÉUNION	10
.1.1 Systématique et détermination	10
.1.2 Cycle biologique	10
.1.3 Généralités sur les 3 espèces de <i>Ceratitis</i> de la Réunion	11
.1.3.1 <i>Ceratitis (Ceratitis) catovrii</i> – (GUÉRIN-MENEVILLE, 1843)	11
.1.3.2 <i>Ceratitis (Ceratitis) capitata</i> – (WIEDEMANN, 1824)	11
.1.3.3 <i>Ceratitis (Pterandrus) rosa</i> – (KARSCH, 1887)	12
.2 PRÉPARATION À L'ÉTUDE DU COMPORTEMENT SEXUEL	12
.2.1 L'élevage des mouches	12
.2.2 Quelques notions concernant le comportement de cour	14
.3 LES PROTOCOLES EXPÉRIMENTAUX	14
.3.1 Rythme circadien d'appel phéromonal	14
.3.2 Analyse vidéo du comportement de cour	15
.3.3 Distribution spatiale des leks de <i>C. rosa</i> en verger d'agrumes non traité	16
.3.4 Observation fine de leks de <i>C. rosa</i> en verger d'agrumes non traité	17
.3.5 Observation de leks de <i>C. rosa</i> en grande cage, avec effectif limité	17
TROISIEME PARTIE : RÉSULTATS	19
.1.1 Rythme circadien d'appel phéromonal	19
.1.2 Analyse vidéo du comportement de cour	23
.1.3 Distribution spatiale des leks en verger d'agrumes non traité (pour l'espèce <i>C. rosa</i> uniquement)	28
.1.4 Observation fine de leks en verger d'agrumes non traité (pour l'espèce <i>C. rosa</i> uniquement)	28
.1.5 Observation de leks en grande cage, avec effectif limité	29
QUATRIEME PARTIE : DISCUSSION	34
CONCLUSION	38
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	39
ANNEXES	42

PREMIERE PARTIE : Introduction

.1 Généralités : L'île de la Réunion

.1.1 Etat des lieux

L'île de la Réunion est située au milieu de l'Océan Indien (21° latitude : nord; 55°5 longitude : est). Autrefois appelée île Bourbon, elle est devenue un département français d'outre-mer (DOM) en 1946. Ses plus proches voisins sont Madagascar (800 km à l'ouest) et Maurice (200 km au nord-est). Elle constitue avec les îles de Maurice et Rodrigues l'archipel des Mascareignes.

Sa superficie et son relief découlent de son origine volcanique : 2512 km² de pitons où quelques plaines s'intercalent, le point culminant étant le Piton des Neiges, situé à 3069 m.

Ce relief crée une barrière naturelle orientée nord-ouest/sud-est, engendrant de part et d'autre un climat différant de par le régime hydrique :

(voir annexe 1)

- la zone à l'est est la zone « au vent », et donc bénéficiant de nombreuses précipitations (>2-3 m chaque année)
- la zone à l'ouest est la zone « sous le vent », protégée des vents dominants, qui est beaucoup moins arrosée et à tendance aride (<1 m d'eau).

Le climat se décompose en deux saisons bien marquées qui accentuent cette distinction :

- l'été austral, de décembre à avril, chaud et humide, avec ses risques de cyclones
- l'hiver austral, de mai à novembre, plus frais et pendant lequel les pluies sont moins violentes et moins fréquentes.

Notons toutefois le rôle tampon de l'océan sur ces différences de climat.

.1.2 Potentiel agricole

Du fait du volcanisme de l'île, l'agriculture réunionnaise dispose d'un espace assez réduit. En effet, la surface agricole utilisable (S.A.U.), particulièrement limitée par le

relief tourmenté, n'excède pas le ¼ de la surface totale (63800 ha) ; de plus, plus de la moitié de cette S.A.U. présente une pente supérieure à 20 %.

Comme mentionné au paragraphe précédent, ces terres présentent des contraintes hydriques opposées (excès d'eau d'une part, et déficit de l'autre) . En outre, les catastrophes naturelles qui menacent de s'abattre chaque année (cyclones, coulées de terre) n'améliorent pas la situation des agriculteurs (dégâts sur les récoltes, sur le matériel et sur les biens personnels de chaque habitant).

Certains bénéfices peuvent en être retirés des manifestations volcaniques:

- économiquement, par le tourisme qu'elles attirent
- écologiquement, par un rajeunissement de certains écosystèmes
- en agriculture, à long terme, lorsque les coulées augmentent un peu la surface de l'île mais surtout en permettant une certaine limitation de l'érosion.

La production agricole est majoritairement végétale (4/5 de la valeur totale, contre 1/5 pour la production animale). L'agriculture réunionnaise se tourne de plus en plus vers des marchandises à forte valeur ajoutée, comme les légumes, les fruits, les fleurs et plantes ornementales, au détriment des cultures traditionnelles (canne à sucre, géranium...).

1.3 Le problème : Les Téphritides

D'après ETIENNE (1972, in ETIENNE 1982), la production fruitière de l'île était variée, mais peu abondante jusque dans les années 1940. Elle suffisait néanmoins à couvrir les besoins de la population de l'époque. Puis, au cours de la période 1950-1970, la population n'a fait que croître alors que la production de fruits diminuait, ce qui a entraîné l'augmentation du tonnage des importations.

Au cours des trente dernières années, les assemblées locales ont pris des mesures énergiques pour favoriser le développement des cultures fruitières sur l'île. Ainsi, la grande diversité des microclimats a permis à des espèces végétales variées, pour la plupart non autochtones, de trouver un milieu favorable à leur développement.

Toutefois, la plupart de ces espèces constituent des plantes-hôtes favorables pour certains Diptères Tephritidae (« mouches des fruits »). Malgré les contrôles effectués sur les importations de produits végétaux dans l'île, plusieurs espèces de cette famille ont en effet été introduites accidentellement dans l'île par le passé. Il est actuellement indispensable de prendre en compte le contrôle de ce ravageur dans les itinéraires techniques de la plupart des productions fruitières.

2 Les méthodes de lutte actuelles et le rôle du CIRAD

2.1 Dégâts occasionnés

Le degré d'attaque peut être plus ou moins prononcé selon les plantes hôtes.
(voir annexe 4 – ex de fruits dont l'attaque par *C. rosa* est plus ou moins prononcée)

Certaines de ces plantes sont peu importantes économiquement, mais présentes dans de nombreux vergers créoles. Elles constituent ainsi des foyers de multiplication non négligeables lorsque les hôtes principaux se font rares, et sont autant de sources de réinfestation potentielle pour les cultures.

Les fruits touchés présentent une tâche circulaire de couleur marron (décoloration et pourrissement) autour du point de piqure de l'épiderme.
Le trou de ponte constitue une porte d'entrée pour des pathogènes ou d'autres ravageurs.

Les fruits piqués deviennent donc impropres à la consommation ou tout au moins non commercialisables.

Les dégâts causés infligent ainsi un manque à gagner important aux producteurs; de plus, les traitements réalisés restent onéreux (pour les seules cultures fruitières, on estime à près de 7 millions FF le coût annuel cumulé des méthodes de lutte actuellement en place et des pertes qui subsistent malgré cela).

Ces ravageurs constituent donc une contrainte économique importante pour le développement de l'arboriculture fruitière sur l'île (vers l'autosuffisance et l'augmentation des exportations).

2.2 La lutte chimique classique

La lutte chimique classique constitue encore aujourd'hui la principale méthode de lutte employée. Elle consiste en des pulvérisations préventives d'insecticides en plein (ex. : malathion, fenthion), pendant la période de sensibilité des fruits.

Cette méthode est efficace mais présente des inconvénients, à la fois économiques et écologiques, qui sont liés à son coût relativement élevé et à son action néfaste sur l'ensemble de l'entomofaune des vergers.

C'est donc dans le but de diminuer les quantités de substances actives répandues et de parer à leur manque de sélectivité que l'on cherche à mettre au point de nouvelles techniques.

2.3 La lutte chimique raisonnée ou améliorée

Elle permet une diminution de la quantité totale d'insecticides pulvérisés, ce qui a pour effet de réduire également les effets néfastes sur la zoocénose.

Deux techniques sont à retenir (QUILICI, 1993) :

2.3.1 Le traitement par tâches

Il correspond à la pulvérisation d'un appât empoisonné sur une partie de la surface à traiter (à raison de 200 cm³ sur 1 m² de feuillage, pour la Réunion).

L'appât en question est généralement composé d'un attractif alimentaire à base d'hydrolysât de protéines (ex. de produit commercial : Buminal (Bayer)), auquel on associe un insecticide (malathion ou fenthion).

Cette technique rencontre un succès certain sur agrumes dans de nombreux pays du monde.

2.3.2 Le piégeage sexuel

Des pièges incorporant un attractif sexuel (le trimedlure) sont mis en place dans le but de surveiller l'évolution des populations de mouches.

Il ne s'agit donc pas d'une méthode de lutte en soi, mais d'un outil pour définir le moment adéquat pour le déclenchement des traitements.

2.4 La lutte biologique

Elle consiste à introduire dans l'île des parasitoïdes de Tephritidae. Un programme est mené dans ce sens au CIRAD-FLHOR Réunion depuis quelques années. Ainsi, l'introduction d'un parasitoïde larvo-pupal de *C. capitata*, *Diachasmimorpha tryoni*, est-elle en cours, et l'introduction du parasitoïde ovo-pupal, *Fopius arisanus*, est-elle prévue dans un proche avenir.

Dans divers pays du monde, on a aussi recours à la méthode de lutte autocide pour le contrôle des populations de *C. capitata*. Celle-ci vise au contrôle ou à l'éradication des populations de mouches sauvages par le lâcher massif de mâles stériles.

2.5 Le Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement (CIRAD)

Au travers du Programme Régional de Recherche Appliquée sur les Mouches des Fruits (PRMF, financement européen, dans le cadre de la Commission de l'Océan Indien) le CIRAD participe activement aux recherches sur la biologie et l'amélioration des méthodes de lutte contre les Tephritidae.

Les objectifs des actions menées dans le cadre du PRMF sont multiples :

- amélioration des méthodes de lutte, ou définition de nouvelles méthodes , de lutte contre ces ravageurs
- information, mais aussi aide et conseil, aux agriculteurs comme aux particuliers (rôle des vergers créoles dans le maintien de ces espèces tout au long de l'année)
(voir prospectus en annexe)
- prévention des infestations par la multiplication des mesures prophylactiques :
 - sur le terrain (arrachage des plantes hôtes sauvages à proximité du verger ; ramassage hebdomadaire des fruits tombés au sol, par la suite traités ou enfouis)
 - aux douanes (contrôles, quarantaines...)
(voir bulletins d'information, annexe 12)

Notre étude s'inscrit dans le cadre de ce programme « Mouches des fruits » car bien que *C. rosa* soit l'espèce ayant le plus d'impact sur l'arboriculture réunionnaise, sa biologie et son comportement restent mal connus.

SIVINSKI & BURK (1989) ont suggéré qu'une meilleure compréhension du comportement sexuel des Tephritidae puisse mener à un contrôle plus efficace de leurs populations.

Ainsi, l'étude fine du comportement de sélection sexuelle des espèces étudiées pourrait contribuer à la mise au point de méthodes de lutte autocide (Sterile Insect Technique ou SIT) contre ces ravageurs dans le futur. Une telle connaissance permettrait notamment de comparer l'efficacité du comportement de cour des mâles normaux ou stériles, afin d'améliorer la qualité de ces derniers.

DEUXIEME PARTIE : Matériel et méthodes

.1 Biologie et Ecologie des Téphritides à la Réunion

.1.1 Systématique et détermination

Les « mouches des fruits » appartiennent à l'ordre des *Diptera*, au sous-ordre des *Brachycera*, à la super-famille des *Tephritoidea*, et à la famille des *Tephritidae*. Les espèces de cette famille peuvent être univoltines ou multivoltines.

Elles peuvent être déterminées à l'aide des caractéristiques simples suivantes (SEGUY, 1934. In ETIENNE, 1982) :

- longueur : 1 à 20 mm
- présence d'ocelles
- arista (soie hérissée sur les antennes) bien développée
- absence de vibrisses
- aile presque toujours tachetée
- nervure sous-costale coudée aux extrémités.

La Réunion héberge actuellement 7 espèces d'importance économique, dont 3 s'attaquent aux cultures fruitières. Ce sont à ces dernières que nous allons nous intéresser à présent.

Elles appartiennent à la sous-famille des *Dacinae* et à la tribu des *Ceratitini*.

La distinction de ces espèces se fait généralement par l'ornementation différente de leurs écussons.

Le dimorphisme sexuel est aussi utile pour différencier les mâles des différentes espèces. Il concerne :

- les soies orbitales terminées en « palette » noires chez *Ceratitis capitata*, ou blanches chez *Ceratitis catoirii*
- des poils noirs sur les tibias médians de *Ceratitis rosa*, dont sont dépourvus les mâles des deux autres espèces de *Ceratitis*.

(voir annexe 2 et photos annexe 6)

.1.2 Cycle biologique

Comme tous les diptères, les *Tephritidae* sont des insectes holométaboles.

Après s'être accouplée, la femelle pond ses œufs par petits paquets, sous l'épicarpe du fruit, en le piquant au moyen de sa tarière.

Ces œufs sont blancs, oblongs et légèrement arqués. Ils éclosent après quelques jours, pour donner des larves de premier stade.

Les larves des 3 espèces considérées, ont un aspect d'asticot classique (vermiforme, pointu à l'avant et tronqué à l'arrière). Elles se nourrissent de la pulpe des fruits dans lesquels elles se développent.

La nymphose a lieu en terre. Les larves ont une capacité de détente (par un repli sur elles-mêmes, suivi d'une brusque détente) qui leur permet de s'expulser hors du fruit infesté et de parvenir au sol. Les fruits infestés pourrissent par l'action conjuguée d'autres micro- et macro-organismes, et finissent par tomber à terre.

La cuticule du 3^{ème} stade larvaire se décolle ensuite du corps pour former le puparium. Par la mue imaginale sortira de cette structure la nouvelle génération d'adultes.

(voir annexe 3)

Ce cycle peut durer de 33 à 45 jours, selon l'espèce et la température. Aucune diapause n'a été observée à ce jour.

1.3 Généralités sur les 3 espèces de *Ceratitis* de la Réunion

(WHITE & ELSON-HARRIS, 1992)

1.3.1 *Ceratitis (Ceratitis) catoirii* – (GUERIN-MENEVILLE, 1843)

Cette espèce est endémique des Mascareignes et des Seychelles, d'où son nom commun de « mouche des Mascareignes ».

A la Réunion, elle n'a pu être obtenue qu'à partir de 5 plantes hôtes (ETIENNE, 1982), et ne semble se maintenir que sur une fine bande littorale de la côte au vent.

Les populations de l'espèce sont généralement de faible abondance, et ne présentent pas de menace économique. L'espèce a cependant été incluse dans notre étude car elle semble morphologiquement très proche de *C. capitata* et une meilleure connaissance de sa biologie et de son comportement, pourrait permettre de mieux comprendre ceux de la mouche méditerranéenne.

1.3.2 *Ceratitis (Ceratitis) capitata* – (WIEDEMANN, 1824)

Diverses hypothèses ont été émises sur son origine. On a longtemps considéré qu'elle se situait dans le sud marocain ou en Afrique occidentale, mais des travaux de génétique récents situent plutôt son foyer d'origine en Afrique de l'Est.

Connue comme un fléau dans le bassin méditerranéen, elle en a hérité son nom commun de « mouche méditerranéenne des fruits ».

La date de son arrivée à la Réunion reste imprécise mais serait bien antérieure à 1939 (observations de RIVALS, IN ETIENNE, 1982), puisque à cette date elle était déjà bien répandue dans l'île. Elle serait due aux échanges commerciaux entre l'Afrique et Maurice, puis entre Maurice et la Réunion.

On lui connaît 14 plantes hôtes à la Réunion, mais les dégâts les plus importants sont observés sur pêcher et agrumes à peau fine.

Du fait de sa large répartition et de son importance économique (pourtour méditerranéen, Afrique, Amérique du Sud ; étudiée aussi aux Etats-Unis, en Australie...), cette espèce a fait l'objet de nombreux travaux. Bien qu'elle ne fasse pas partie intégrante de notre étude, elle nous servira ainsi de référence. A l'île de la Réunion, elle tend à être dominée par l'espèce suivante dans la compétition interspécifique

.1.3.3 *Ceratitis (Pterandrus) rosa* – (KARSCH, 1887)

Son nom commun de « mouche du Natal », fait référence à la province d'Afrique du Sud dont elle est originaire.

Son introduction accidentelle à la Réunion aux alentours de 1950 est probablement due à des passagers en provenance de Maurice, qui auraient transporté des fruits d'origine sud-africaine.

Elle est aujourd'hui recensée, en dehors des Mascareignes, dans une quinzaine de pays du sud et de l'est de l'Afrique (WHITE & ELSON-HARRIS, 1992).

A la Réunion, elle constitue l'espèce la plus nuisible aux cultures fruitières de l'île, et domine les deux autres espèces de *Ceratitis*.

(voir carte de répartitions, annexe 1)

.2 Préparation à l'étude du comportement sexuel

.2.1 L'élevage des mouches

Selon les besoins, nous avons utilisé des mouches sauvages ou d'élevage (l'idéal aurait été de pouvoir alterner des lots de chaque, afin de vérifier, à partir des individus sauvages, les résultats obtenus avec des individus d'élevage).

- Pour les mouches sauvages, il peut s'agir d'observations sur des populations naturelles.
- Dans d'autres cas, nous avons utilisé dans les expérimentations des individus de lignée sauvage. Pour cela, il nous a fallu récolter des fruits de plantes-hôtes favorables, afin de récupérer un effectif suffisant de larves.

Les fruits, coupés en deux pour faciliter la sortie des asticots, sont placés sur des grilles, elles-mêmes disposées sur des cuvettes de récolte. Les asticots tombent au fond de celles-ci, dans 1 à 2 cm d'épaisseur de sable humide où ils effectuent leur

pupaison. Le dispositif est recouvert d'une mousseline afin d'empêcher une infestation secondaire par des drosophiles.

Les pupes sont récupérées par tamisage, et placées sur un tissu éponge, dans une boîte aérée placée en étuve (~+26°C). Ce tissu doit rester humide car un environnement trop sec entraîne souvent un mauvais déploiement des ailes à l'émergence; le tissu est donc imbibé régulièrement de solution fongicide et antibactérienne (nipagine + benzoate de sodium à 2 g/L).

Il faut ensuite attendre une dizaine de jours avant l'émergence des premiers adultes de *C. rosa*. Les autres espèces susceptibles d'émerger à partir des fruits piqués (*Drosophila spp.*, *C. capitata*, *C. catoinii*) sont éliminées.

Mâles et femelles sont séparés dans les 24 heures qui suivent les émergences, puis placés dans des boîtes translucides avec eau et alimentation (sucre et hydrolysât de protéines qui est nécessaire à la maturation des œufs).

Ainsi les adultes utilisés au cours de nos expérimentations sont vierges. L'accouplement peut en effet agir sur la réceptivité des femelles au comportement d'« appel » des mâles (inhibition chez différentes *Dacini*, d'après KOYAMA, 1989).

Nous obtenons ainsi des cohortes d'individus vierges et d'âge connu.

- Des mouches d'élevage de masse ont aussi été employées, car plus faciles à obtenir à temps et en quantité suffisante pour les expérimentations.

Les cages d'élevage (de tailles variables), translucides et aérées, sont pourvues en alimentation (cf. boîtes d'élevage, § précédent). Elles sont munies d'un pondoïr, qui consiste en un entonnoir rouge, dont la partie externe pénètre dans la cage. Il est percé de trous à l'aide d'une aiguille, et une éponge humide placée dans le réceptacle (muni d'un couvercle) facilite la ponte des femelles. L'adjonction d'une odeur de fruit-hôte (badigeon de l'entonnoir avec du sirop d'agrumes) favorise en outre la ponte des femelles.

Les femelles pondent dans ces trous et les œufs sont récupérés quotidiennement par rinçage de l'intérieur du pondoïr avec une solution de nipagine+benzoate. Les œufs s'écoulent à l'extrémité de l'entonnoir par un tube flexible qui communique avec l'extérieur de la cage. Les œufs sont ensuite étalés, à l'aide d'un pinceau, sur un milieu nutritif adapté au développement des larves (extrait de levure, poudre de carotte déshydratée, nipagine+benzoate et agar; puis addition de pomme de terre déshydratée, « insect wheat germ », son, sucre et HCl à 16.5%) (BONHOMME, 1992).

Lorsque les larves sont suffisamment développées, elles sont étalées dans des boîtes garnies de son de blé, elles-mêmes placées dans des cuvettes garnies de sable. Après le saut des larves dans le sable, les pupes sont ensuite récupérées par tamisage.

Les élevages (sauvages ou non) sont maintenus dans une salle climatisée (T = 27°C), de photopériode (jour : nuit) 12 : 12.

Notons que l'élevage de *C. catoinii* est plus délicat car l'espèce semble beaucoup plus sensible aux conditions d'élevage. En particulier, des mesures prophylactiques supplémentaires sont prises, comme le nettoyage plus régulier des cages par rinçage avec le mélange nipagine+benzoate (ce qui évite le développement des moisissures).

2.2 Quelques notions concernant le comportement de cour

- ❖ **Appel** : Posture prise par le mâle qui cherche une femelle pour s'accoupler.

Elle se caractérise par une surélévation du corps sur les pattes ; l'abdomen est rétracté longitudinalement mais élargi au niveau des pleures, et est recourbé vers le haut ; l'épithélium anal est dévaginé, formant une ampoule qui permettrait l'émission d'une phéromone (FERON, 1962).

- ❖ « **Fanning** » : Rapide vibration alaire exercée par le mâle en appel, à la recherche d'une femelle pour s'accoupler.

Ce mouvement des ailes est accompagné par l'émission d'un son (ROLLI, in PROKOPY & HENDRICH, 1979), mais il peut constituer également un stimulus visuel et intervenir dans la dispersion de la phéromone (FERON, 1962 ; KUBA & SOKEI, 1988, in ARITA & KANESHIRO, 1989).

Il peut être induit par l'approche de différents stimuli visuels.

- ❖ « **Buzzing** » : Large mouvement des ailes d'arrière en avant (répétitif et rythmé), intercalé au « fanning » lorsque la femelle est à courte distance du mâle.
- ❖ **Lek** : Terme au départ utilisé par les ornithologues, reflétant une stratégie de reproduction où les mâles se regroupent sur une même aire pendant la période de reproduction, les femelles venant alors les visiter et effectuant le choix du partenaire.

Ce terme peut être simplement appliqué à une agrégation d'individus du même sexe (généralement des mâles) dans le seul but de l'accouplement (BRADBURY, 1981). Cette définition sous-entend donc l'existence d'un territoire que le mâle défend avec plus ou moins d'ardeur, et sur lequel il cherche à attirer une femelle.

Chez les mouches étudiées, ce territoire est généralement une feuille.

Certains auteurs associent un lek à une aire ou un volume (PROKOPY & HENDRICH, 1979 ; SIVINSKI, 1989). D'autres lui confèrent les dimensions globales du support de l'agrégation, tel qu'un arbre (SHELLY & KANESHIRO, 1991).

- ❖ « **Tap legs** » : Mouvement de pattes exercé par la femelle sur le mâle (BLARD, 1998). Semble lié à l'acceptation de l'accouplement par cette dernière. Il a été mis en évidence par BRICENO *et al.* plutôt récemment puisqu'en 1996.

3 Les protocoles expérimentaux

3.1 Rythme circadien d'appel phéromonal

Pour les deux espèces étudiées (*C. catovirii* et *C. rosa*), l'identification des périodes d'appel phéromonal des mâles et d'accouplement était nécessaire afin de

cibler la tranche horaire utile pour effectuer les séquences d'analyse comportementale en vidéo.

Pour *C. rosa* :

L'étude a été réalisée dans une grande cage de maille serrée ($\varnothing=290$ cm ; $h=200$ cm), en extérieur, où sont placées 7 plantes non-hôtes (*Ficus* sp.) et 2 plantes-hôtes (1 clémentinier, 1 pomelo). Les plantes-hôtes sont agrémentées de 4 fruits (tangelos), par paires (1 mûr + 1 vert), l'une d'elle placée dans la partie « haute » de la frondaison, l'autre dans la partie « basse ».

A chaque répétition, 400 individus (avec un ratio mâle : femelle de 1 : 1) sont lâchés ½ h à 1h avant le début des observations. Les activités et les localisations des individus repérés sont notées d'heure en heure, de 07h30 à 17h30 (chaque relevé demandant plus d'1/2 heure, le rythme ne pouvait être plus soutenu). Une appréciation des conditions météorologiques, ainsi qu'une mesure de l'intensité lumineuse, de la température et de l'hygrométrie, sont effectuées à chaque relevé.

Trois répétitions ont pu être réalisées. Les observations ont été menées conjointement avec un autre stagiaire. Nous présenterons seulement ici les résultats qui nous intéressent directement à savoir l'évolution des appels, des assauts et des accouplements au cours du temps.

Pour *C. catoirii* :

Les observations ont eu lieu dans la cage d'élevage, les effectifs d'adultes disponibles étant peu abondants. Le nombre total de mâles utilisés est précisé avant chaque répétition (comptage la veille de la 1^{ère} répétition puis dénombrement des cadavres de mâles chaque jour).

Cette cage est sortie de la salle d'élevage climatisée et placée en face d'une fenêtre du laboratoire, le matin même (répétition 1) ou la veille au soir (répétitions 2 et 3). Le lendemain les volets sont ouverts de sorte que les mouches bénéficient de l'augmentation progressive de la luminosité au lever du jour. La salle climatisée étant munie de larges vitres, les différentes répétitions ont donc été menées dans des conditions assez voisines.

Les relevés sont effectués toutes les ½ heures. On note le nombre de mâles en appel, le nombre d'accouplements, la température et l'intensité lumineuse (et, accessoirement le nombre de femelles en ponte).

Trois répétitions ont pu être effectuées. Toutefois, les relevés d'intensité lumineuse n'ont pu être réalisés dans tous les cas (problème de matériel).

3.2 Analyse vidéo du comportement de cour

Pour *C. rosa* :

Des séquences ont pu être filmées sur des mâles ayant atteint la maturité sexuelle (âge minimum : 12 jours ; QUILICI & FRANCK, 1997 ; ETIENNE, 1973), placés en cages individuelles, une fois en appel (période de la journée adéquate), au-dessus de la caméra.

(voir annexe 5 : dispositif vidéo ; annexe 6 : photos de mâles en posture d'appel)

Cinq séquences longues (c'est-à-dire jusqu'à l'accouplement ou l'arrêt de l'appel ou encore après 2 heures d'appel infructueux) nous ont permis d'effectuer une

description fine du comportement de cour du mâle de *C. rosa* ; la femelle étant introduite après ¼ d'heure d'appel (voir notions de vocabulaire au § précédent, terminologie d'après FERON, 1962 ; reprise par ARITA & KANESHIRO (1989), BRICENO *et al.* (1996) ; et non celle de HEADRICK & GOEDEN, 1994 – et dessins descriptifs en annexe, annexe 7)

Des séquences courtes ont permis un visionnage détaillé des interactions rapprochées mâle-femelle, en particulier le moment de l'assaut, qui semble-t-il, déterminerait l'acceptation ou non de l'accouplement par la femelle (étude menée par BLARD, 1998 ; des différences de cour du mâle après être monté sur la femelle ont été remarquées par WHITTIER *et al.*, 1994). La femelle est introduite une fois l'appel de nouveau bien engagé dans la cage individuelle (5 à 10 minutes).

Nous souhaitions recueillir une vingtaine de ces séquences courtes sur deux types de lots d'insectes (mouches d'élevage et mouches sauvages). Nous verrons dans la partie « résultats » que cela n'a pas été possible.

Pour *C. catairii* :

Selon le même protocole, une série de séquences courtes a également pu être réalisée sur cette espèce (l'âge de maturité étant mal connu pour cette dernière, l'âge optimal des individus à utiliser n'a pu être défini ; nous avons toujours utilisé des mouches d'un âge supérieur aux 12 jours requis pour *C. rosa*).

3.3 Distribution spatiale des leks de *C. rosa* en verger d'agrumes non traité

Selon WILSON (in ARITA & KANESHIRO, 1985) un lek est constitué par un ensemble de territoires utilisés par les mâles dans le seul but de l'accouplement. La définition du lek que nous avons employée est plutôt celle de SHELLY *et al.* (1994) : Deux mâles au moins se réunissant sur un même arbre, l'un d'eux au moins étant en appel.

Elle se justifie par le fait que chaque territoire est généralement une feuille, et que les mâles peuvent changer de feuille au sein d'un même arbre. Chaque mâle défend son territoire, se plaçant sur la face inférieure de la feuille. Il semble ainsi pouvoir être alerté de l'arrivée d'un congénère (mâle ou femelle) par l'ombre portée de sa silhouette (ARITA & KANESHIRO, 1989).

Sur une parcelle de tangelo non traitée de la Station de Bassin Martin (240 mètres d'altitude), chaque arbre a été visité afin d'y déterminer la présence éventuelle de mâles ou de leks. Le relevé dure 3 à 4 minutes par arbre, la totalité des 84 arbres étant visitée à chaque répétition (=1 jour) entre 16h30 et 18h15 ; deux observateurs sont nécessaires à la bonne réalisation de cet exercice.

Le parcours suivi est toujours le même : de l'arbre A1 (en bas à droite) vers l'arbre L1 (en haut à gauche) par rangées (de gauche à droite pour la 1^{ère} rangée, puis de droite à gauche pour la 2^{ème} et ainsi de suite).

(voir annexe 8 : schéma du verger)

Trois répétitions ont été effectuées.

SHELLY & WHITTIER (1993) ont montré que la forme générale de la frondaison des arbres pouvait jouer un rôle dans le choix de l'arbre. Aussi des mesures ont été effectuées afin de caractériser chaque arbre de la parcelle : hauteur, rayon moyen, charge en fruits, nombre de fruits au sol.

(voir annexe 9 : caractéristiques de chaque arbre (1)+(2))

3.4 Observation fine de leks de *C. rosa* en verger d'agrumes non traité

Par la suite, sur la même parcelle, nous avons effectué un repérage préalable pour localiser un mâle appelant ou un lek.

L'arbre étant repéré, on note au cours du premier ¼ d'heure d'observation tous les individus présents sur l'arbre en précisant leur sexe, l'activité (appel, ponte), la position (hauteur, secteur, distance par rapport au tronc) et l'organe concerné (fruit, feuille face supérieure ou face inférieure), la distance par rapport au 1^{er} mâle observé (mâle 1).

Nous avons ensuite suivi l'évolution du lek (structure et dynamique) en quasi-continu (de 5 en 5 minutes) jusqu'au départ du dernier mâle ou tant que l'éclairage le permettait. En plus des notations précédentes, l'intensité lumineuse est relevée au niveau de chaque mâle en appel (à proximité de celui-ci, sans toutefois perturber son comportement) ; la vitesse du vent et la température sont également relevées tous les ¼ d'heure, entre deux rangées d'arbres. Dix répétitions étaient prévues.

3.5 Observation de leks de *C. rosa* en grande cage, avec effectif limité

Dans une grande cage (identique à celle employée pour l'étude du rythme circadien), contenant une plante hôte (*Citrus hystrix*), 4 mâles (de préférence sauvages) marqués individuellement sont lâchés dès le matin (10h45-11h00). Le marquage se fait sur la face dorsale du thorax, à la peinture type gouache, après endormissement des individus au dioxyde de carbone.

Chaque feuille de la plante est numérotée à l'aide d'une petite étiquette autocollante apposée à son extrémité. On fait l'hypothèse que ces deux marquages (des mouches et des feuilles) ne perturbent pas le comportement des insectes.

Les observations commencent à 16h30 et durent jusqu'à la tombée de la nuit (18h15 au maximum). Pendant une heure environ, on note pour chacun des individus les positions et les activités successives. On s'intéresse tout particulièrement aux rencontres mâle-mâle sur les feuilles. Les distances inter-mâle sont mesurées *a posteriori*, d'un milieu de lobe de feuille à l'autre, prenant toujours le lobe le plus éloigné de la tige.

Nous n'avons pas tenu compte des rares interactions sur paroi, qui se limitent généralement à l'envol d'un mâle, perturbé par l'arrivée d'un second mâle. Lorsque les deux mâles en question tombent ensemble de la feuille, nous leur avons attribué ½ point chacun.

Après cette heure, si un mâle au moins est en appel, une femelle est introduite dans la cage. Dès lors, ce sont les positions et les activités de la femelle qui sont notées (ainsi que celles des mâles lorsque c'est possible) ; on précise en particulier la première feuille choisie, les mâles visités et, s'il y a accouplement, le mâle « élu » et sa position dans l'arbre.

La température, la vitesse du vent et l'intensité lumineuse sont relevées tous les $\frac{1}{4}$ d'heure (I.L. au niveau des différents mâles en appel s'il y en a). Cinq répétitions ont été prévues.

TROISIEME PARTIE : Résultats

1.1 Rythme circadien d'appel phéromonal

Pour *C. rosa* :

Les premières données concernant le rythme circadien de comportement d'appel et d'accouplement de *C. rosa* ont été fournies par MYBURGH (1962). L'influence de l'intensité lumineuse étant mesurée en foot candles (0 à 20), la conversion n'est pas très aisée. Il mentionne cependant que le comportement sexuel se manifeste à la tombée du jour, et que lorsqu'il y a accouplement, celui-ci dure toute la nuit jusqu'au petit matin.

De nombreux travaux effectués par différents stagiaires du laboratoire au cours des 10 dernières années (voir rapports de stage de BLARD, 1998 ; MOUNIAMA, 1994 ; PEPPUY, 1993 ; LABARRERE, 1992) avaient confirmé que la période d'appel des mâles intervient entre 16h30 et 18h. Les résultats obtenus lors de nos trois répétitions sont en accord avec cela.

De plus, nous avons pu déterminer les organes des plantes (hôtes ou non-hôtes) sur lesquels se situent préférentiellement les mâles en appel ainsi que leur positionnement entre plantes-hôtes et non-hôtes, et aux deux hauteurs considérées sur l'arbre. Les résultats sont donnés sur la Figure 1.

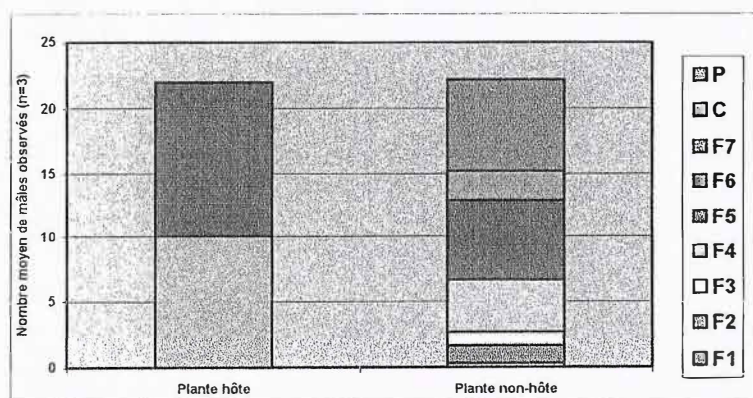


Fig.1 : Localisation des mâles de *C. rosa* en appel, sur plante hôte (clémentine=C et pomelo=P) ou non-hôte (7 *Ficus*=F1 à F7) en cage d'extérieur.

On constate que l'on retrouve quasiment autant de mâles en appel sur les plantes-hôtes ou non-hôtes. Il convient de noter cependant que les mouches n'avaient pas à leur disposition le même nombre de plants de chacune de ces catégories. Toutefois, le volume foliaire total pour les deux catégories était assez voisin, voire un peu inférieur pour les plantes-hôtes. Ces résultats semblent donc montrer une légère préférence des mâles pour les plantes-hôtes.

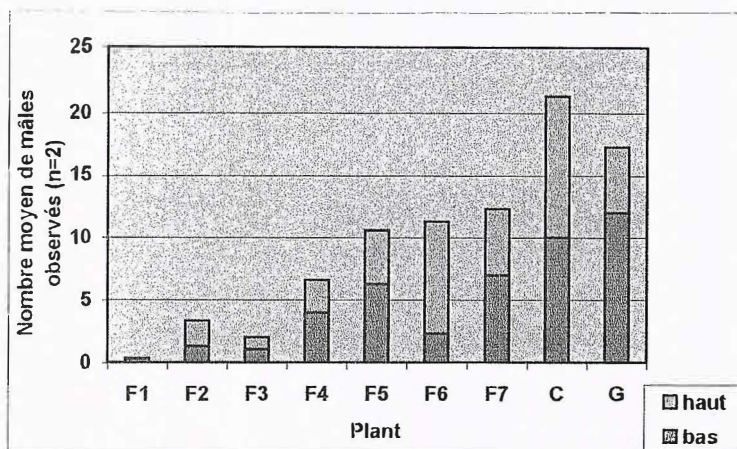


Fig.2 : Répartition des mâles de *C. rosa* en appel dans les deux strates, sur plantes-hôte (clémentine et pomelo) ou non-hôte (*Ficus*) en cage d'extérieur.

La répartition des mâles en appel ne paraît guère influencée par le statut de la plante (hôte ou non-hôte), et semble variable à l'intérieur de ces catégories.

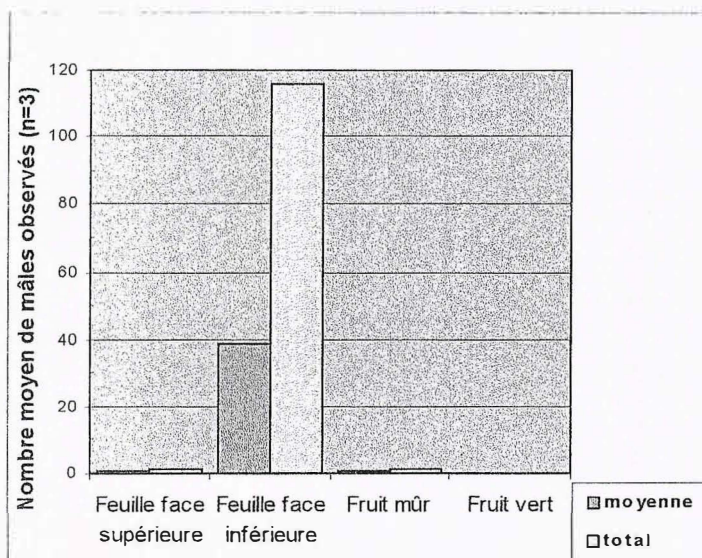


Fig.3 : Localisation des mâles de *C. rosa* en appel sur différents organes de la plante hôte, en cage d'extérieur.

La Figure 3 indique bien que les mâles en appel montrent une très forte préférence pour la face inférieure des feuilles de la plante-hôte.

Une représentation graphique en 3 dimensions des leks au sein de la cage a pu être réalisée. Les données par répétition sont jointes en annexe, annexe 10.

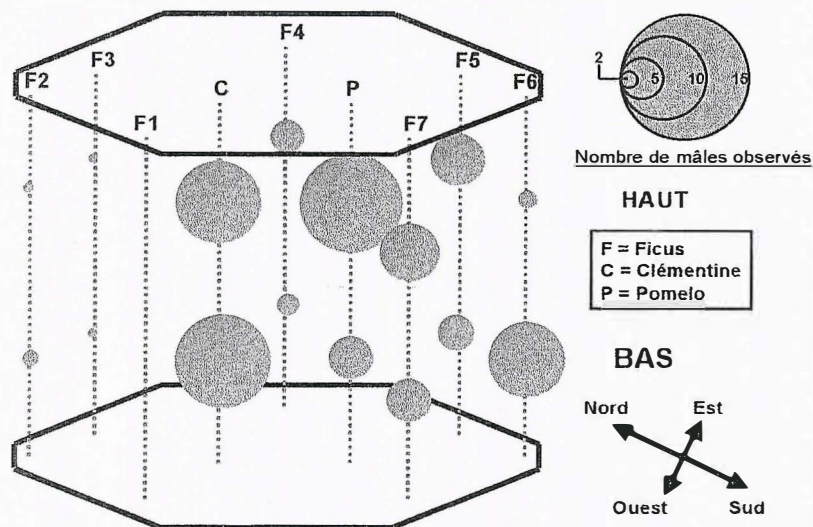


Fig 4 : Distribution spatiale des leks de *C. rosa* selon deux niveaux de hauteur sur plantes hôtes et non-hôtes en cages d'extérieur (moyenne des 3 répétitions ; observations à 17h30)

Avec cette représentation, il apparaît assez clairement que les sites à plus forte densité sont les deux plantes hôtes, et les plantes non-hôtes dans la partie sud de la cage. Cela indique donc que les arbres fréquentés restent plus ou moins les mêmes, alors que les sites de leks se déplacent au sein du volume de ces arbres d'une répétition à l'autre.

Pour *C. catoirii* :

Afin de pouvoir expliquer d'éventuelles variations d'une répétition à l'autre (en fonction des facteurs abiotiques par exemple), les résultats sont présentés séparément pour chacune d'elles.

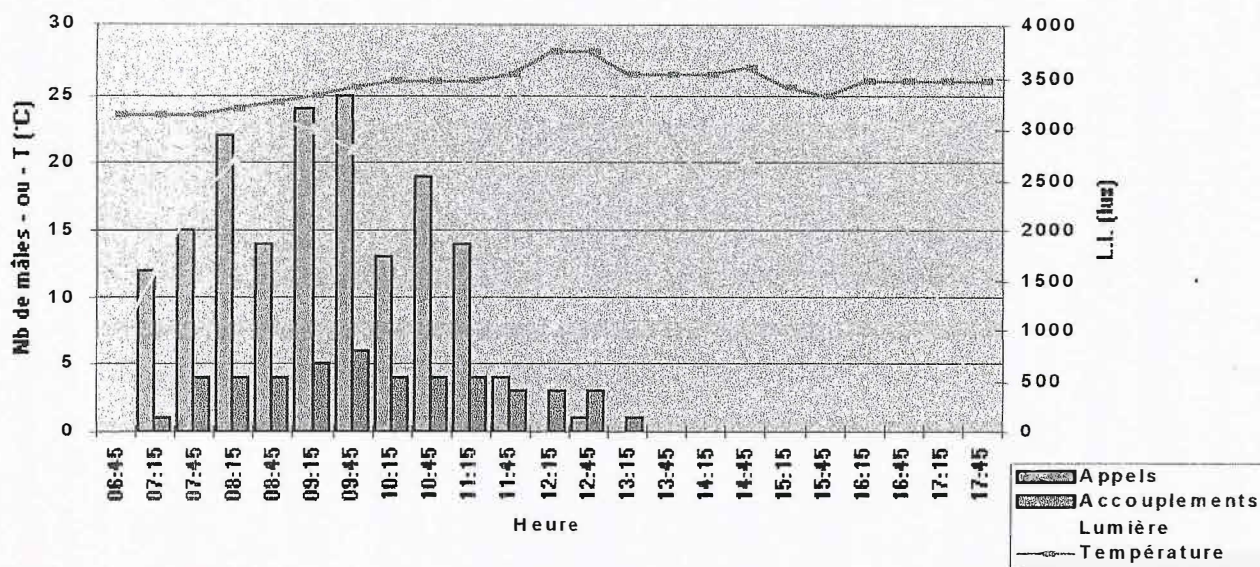


Fig.5 : Rythme circadien d'appel phéromonal et d'accouplement chez *C. catoinii*, en relation avec les facteurs abiotiques (cages de laboratoire – 1^{ère} répétition - N=63 mâles).

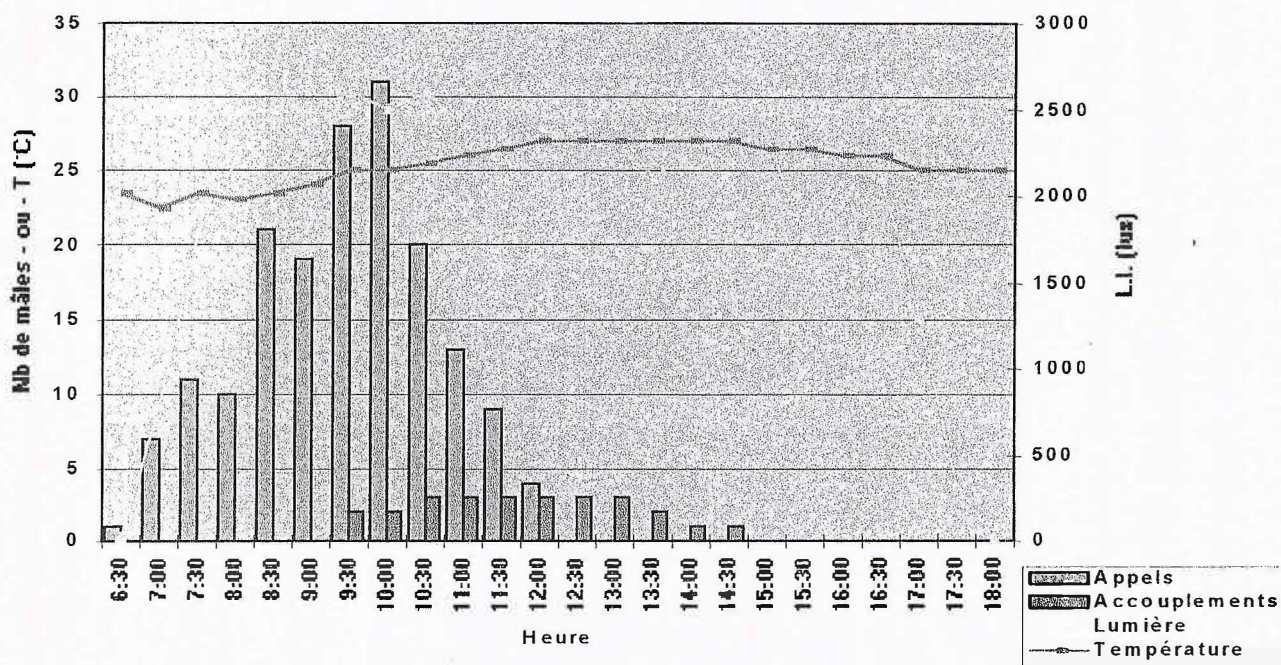


Fig.6 : Rythme circadien d'appel phéromonal et d'accouplement chez *C. catoinii*, en relation avec les facteurs abiotiques (cages de laboratoire – 2^{ème} répétition - N=53 mâles).

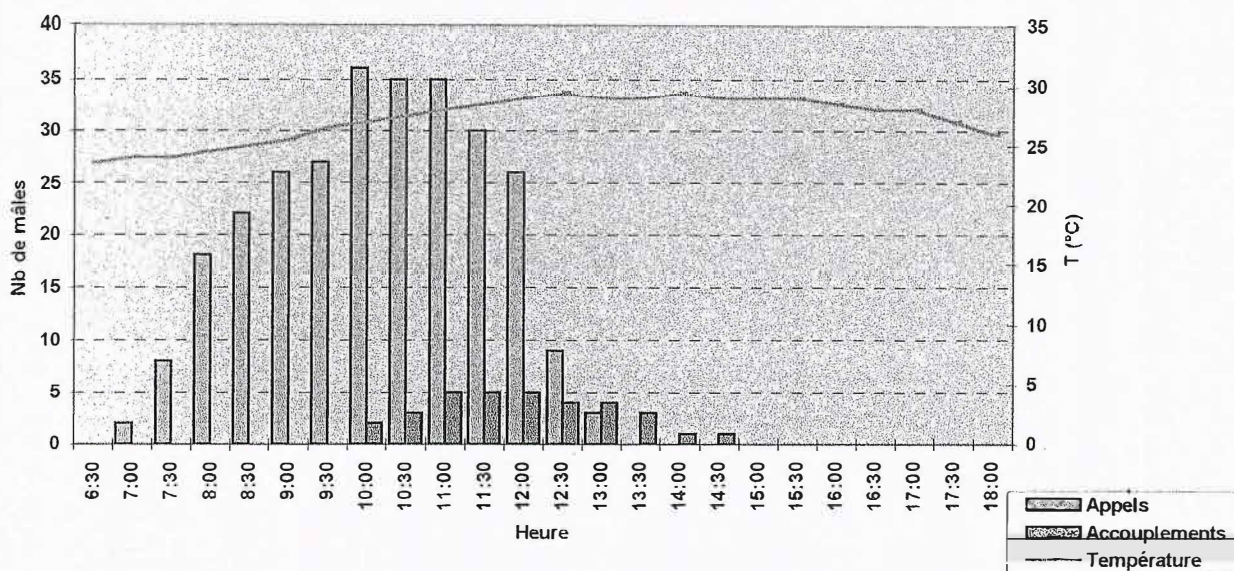


Fig.7 : Rythme circadien d'appel phéromonal et d'accouplement chez *C. catoirii*, en relation avec les facteurs abiotiques (cages de laboratoire – 3^{ème} répétition - N=41 mâles).

Les différentes répétitions nous ont montré que les mâles de *C. catoirii* appellent dès le lever du soleil (visible à l'œil nu dès 06h30). Le nombre de mâles en appel croît jusqu'en milieu de matinée, pour décroître rapidement et s'annuler complètement aux alentours de 12h00.

Une des répétitions (n°3) a présenté un léger décalage (½ heure environ) ; or nous pensons que cela est lié à un décalage dans l'heure d'ouverture des volets ce matin-là, plus tardive, juste avant le premier relevé et non avant le lever du jour ; les mouches n'ont pu alors bénéficier de la totalité du lever progressif du jour.

Les accouplements peuvent débuter avec l'appel phéromonal (cf répétition 1), et se prolongent plus longtemps dans l'après-midi (jusqu'à 2h30 après le dernier appel ; cf répétition 2).

Là encore nous avons constaté un certain décalage, mais pour la 1^{ère} répétition. Cela pourrait être lié au fait que pour cette répétition, la cage a passé la nuit dans l'insectarium (climatisé) et non dans le laboratoire (non climatisé). Il s'agirait alors d'un effet des conditions climatiques y régnant.

Nous pouvons aussi remarquer qu'à 6h45, aucun appel n'a été recensé, alors que les appels étaient très nombreux au relevé suivant. On peut faire l'hypothèse que le transfert de la cage ce matin-là aurait perturbé le début de l'appel, et l'appel massif qui s'en est suivi aurait poussé à des accouplements plus précoces, du fait d'une concentration de phéromone plus importante.

1.2 Analyse vidéo du comportement de cour

Lors des manipulations des individus (isolement, mise en boîte d'élevage, mise en cage de vidéo...), nous avons pu constater que les adultes de *C. catoirii* étaient plus dociles (plus nonchalants, moins craintifs) que ceux de *C. rosa*.

Pour *C. rosa* :

Bien qu'il ait été prévu au départ de réaliser ces séquences sur deux types de lots de mouches (d'élevage et sauvages), les difficultés rencontrées, pour se procurer des fruits suffisamment prisés à cette période de l'année (peu de pupes récoltées ou trop tard), nous ont contraints à n'utiliser que des individus d'élevage.

L'âge des mouches utilisées était compris entre 12 et 24 jours.

Les principales phases du comportement de cour que nous avons pu constater chez *C. rosa*, sont :

- position d'appel phéromonal du mâle (avec l'ampoule anale tri-lobée et les pleures gonflés, les poils tibiaux érigés)
- « fanning » du mâle (apparemment de faible amplitude)
- approche de la femelle
- jet en avant des pattes médianes (celles qui portent les poils érectiles), débutant ainsi l'assaut du mâle.

Notons que le choix de l'accouplement ou non incombe à la femelle (ARITA & KANESHIRO, 1985, 1989).

Le passage au ralenti des enregistrements d'assauts (en particulier les séquences courtes) nous a permis de voir nettement que les pattes médianes du mâle, celles portant les poils tibiaux, se lèvent les 1^{ères} pour entamer l'assaut, et semblent ainsi être projetées en avant.

D'autre part, nous avons pu noter quelques comportements qui se sont répétés régulièrement au cours de la séquence normale.

Lorsque la femelle fait un mouvement brusque (même de faible ampleur), un vol ou passe à proximité du mâle, celui-ci réagit aussitôt en se réorientant vers elle et débute généralement une séquence de « fanning ».

Nettoyage et émission de phéromone :

Au cours de périodes de cour assez longues, le mâle procède à un nettoyage plus ou moins complet (ailes, pattes arrières, avant et médianes, tête).

Souvent, le mâle entame un nettoyage lorsqu'il s'arrête sur une surface, après avoir effectué une série de petits vols (ou petits sauts) ; mais cela peut également se produire pendant le « fanning ». Si le mâle se trouvait alors en face de la femelle, il se décale et se met même de dos la plupart du temps, puis se nettoie.

Il semblerait qu'au cours de telles séquences le mâle se badigeonne toutes les parties de son corps de phéromone, ce qui pourrait augmenter la surface de diffusion de celle-ci.

Généralement, une telle toilette impose l'arrêt du « fanning », qui reprend tout de suite après. Toutefois le « fanning » n'est pas toujours interrompu, et peut, dans ce cas, devenir discontinu pendant toute cette séance voire un peu après encore.

Pendant le nettoyage, l'ampoule n'est pas relevée et il semble que le mâle passe alors ses pattes arrière dessus. Il les enduirait ainsi de phéromone, avant de la transmettre ensuite sur l'ensemble du corps. Les poils tibiaux semblent servir de « pinceaux » dans cette opération.

Par moments, au cours de la phase de cour, il arrive que le mâle appose son ampoule anale sur le substrat sur lequel il se trouve. Il le marque ainsi plusieurs fois

d'affilée (petites séries allant de 2 à 5 fois). Nous pourrions rapprocher ce comportement de la stratégie de diffusion de la phéromone ; il s'agirait alors d'un marquage du territoire (la territorialité étant une notion importante au sein des leks en conditions naturelles).

Fanning et assaut :

L'un des individus examinant l'autre et cherchant à se rapprocher se déplace de façon originale, à la manière d'une danse, qui ressemble à la marche d'un crabe.

Si la femelle se tourne vers le mâle et qu' ils se trouvent alors face-à-face, le mâle entame une phase de « fanning » pendant quelques secondes (4-5 sec), et, en l'absence de signe apparent de « fuite » de la part de la femelle, tente un assaut.

Des réactions d'agressivité ont pu être constatées, consistant en un coup de tête, l'un des individus chargeant l'autre.

Celles-ci peuvent être de deux ordres :

- soit elles provoquent la fuite d'un des partenaires (le plus souvent le mâle)
- soit elles semblent être des mouvements de provocation, qui attireraient l'attention du partenaire, et traduiraient une motivation à l'accouplement.

Notons que le terme d' « assaut » semble convenir parfaitement à cette espèce, puisqu'il paraît quelquefois assez brutal, écourtant parfois largement le comportement de cour. Ainsi, certains assauts se sont produits dans les secondes suivant l'introduction de la femelle dans l'enceinte, et n'ont pu de ce fait être filmés. D'autres assauts semblaient montrer une tentative de forcer l'accouplement, bien que la femelle se soit laissée tomber au sol et qu'elle s'y débattît.

Un certain nombre de nos observations ont pu être quantifiées, et sont résumées dans les Tableaux 1 à 3. Nous n'avons tenu compte des séquences de « fanning » de moins de 5 secondes que lorsque leur brièveté était due à une interaction, de quelque nature qu'elle soit, avec la femelle.

	total	par mâle	
nb assauts	125	2,2	
nb accouplements	24	0,43	soit 1 accouplement tous les 3 mâles (~2,3>2)
% réussite	19,2%		soit un peu moins de 1/5 ^{ème}

Tableau 1 : Taux de réussite des assauts (n=56 mâles).
nb=nombre.

	Total des fannings	fanning moyen par séquence	par fanning	%/temps moyen d'une séquence	ET
Durée (en min)	3:39:08	0:27:25	0:01:15	34,2%	0:01:34
(min en "nb")	219,28	27,44	1,25		1,56

Tableau 2 : Durée des séquences de « fanning », sur l'ensemble des observations effectuées lors des séquences "longues" (n=175).
ET=Ecart Type ; min=minute ; nb=nombre (les chiffres après la virgule correspondant aux secondes, exprimées en proportion de minutes).

	Fanning moyen par séquence	par fanning	%/temps moyen des séquences	Moyenne des ET
Durée (en min)	0:27:24	0:01:25		0:01:45
	27,41	1,42	23,5%	1,75

Tableau 3 : Tableau des moyennes sur les séquences "longues" filmées de durée des fannings (n=8).

Ainsi, un mâle de *C. rosa* effectue un « fanning » pendant en moyenne 1 min 15 à chaque fois, et environ 1/3 du temps de la période d'appel. D'après les résultats obtenus, il est clair que le « fanning » est une activité très variable (cf. les ET toujours supérieurs à la durée moyenne). Aussi, en faisant la moyenne des 8 séquences, la fréquence de l'activité de « fanning » par rapport à la moyenne de l'ensemble des activités est fortement diminuée (10,7% de moins). Nous retiendrons donc comme plus proches de la réalité les valeurs du Tableau 2.

Pour *C. catoirii* :

Les différentes phases du comportement de cour de *C. catoirii* que nous avons pu observer sont :

- position d'appel phéromonal du mâle (cf *C. capitata*)
- « fanning » du mâle à courte distance : généralement court s'il n'est pas suivi d'une réaction quelconque de la femelle
- approche de la femelle
- mouvements de « buzzing » exécutés par le mâle
- réorientations du mâle selon les mouvements de la femelle
- le mâle monte la femelle.

Là aussi, l'acceptation de l'accouplement revient à la femelle.

Nous avons également pu noter quelques comportements qui se sont répétés régulièrement au cours des séquences.

Des séances de nettoyage ont également lieu chez cette espèce.

Pendant toute la phase de cour, il arrive que le mâle, en « fanning » ou non, marque le substrat à l'aide de son ampoule anale, tout comme on l'observe chez *C. rosa* ; toutefois, cette activité ne se manifeste jamais dans une série de « buzzing » (comportement qui n'est pas présent chez *C. rosa*).

La femelle passant devant le mâle ou à proximité, ce dernier s'oriente vers elle (même s'il ne l'était pas au départ) mais n'entame une phase de « fanning » qu'à courte distance (<2 cm) ; la réaction du mâle paraît d'autant plus marquée que la femelle est à proximité. L'ampoule anale est généralement abaissée lors du « fanning ».

Si la femelle se tourne également vers lui, il se rapproche et entame une phase de « buzzing ». Les individus sont alors très proches (5 mm maxi).

A ce moment, la femelle a plusieurs choix :

- soit la femelle reste immobile ; elle s'aplatit alors contre le sol, et ses ailes à plat sur le dos frétilent à chaque mouvement de « buzzing » du mâle, comme sous l'effet du courant d'air induit

- soit elle tourne autour du mâle, ne lui tournant jamais le dos et toujours à assez courte distance ; dès qu'elle s'arrête, le « buzzing » du mâle s'intensifie, et après environ 4 secondes, si la femelle reste en place, il tente un assaut.
- enfin elle peut le contourner rapidement ou faire ½ tour, s'éloignant et se mettant de dos ; elle semble de cette façon chercher à éviter le face-à-face et refuser l'accouplement.

A tout moment, la femelle peut mettre fin à l'interaction en prenant l'envol.

Quand la femelle a l'air hésitante et piétine devant le mâle, ce dernier effectue son « buzzing » en se décalant de quelques degrés de part et d'autre de la femelle entre chaque mouvement, se repositionnant ainsi toujours bien en face d'elle. En cas d'immobilité (ou d'un léger rapprochement) de la femelle dans ce flux d'air, il tente un assaut ; dans le cas contraire c'est la femelle qui met fin à la scène par son départ.

Lorsque l'assaut a lieu, nous avons pu constater qu'il se déroulait à contretemps des mouvements de « buzzing ».

Notons que le mâle de *C. catoirii* effectue rarement de « fanning » « à vide », c'est-à-dire qu'il le suspend s'il ne s'en suit une réaction de la femelle, ou bien rapidement après le départ de celle-ci.

Les tableaux 4 et 5 résument les données quantitatives obtenues :

	Total	par mâle	
nb assauts	15	1	
nb accouplements	3	0,2	soit 1 accouplement tous les 5 mâles
% réussite	20,0%		soit 1/5 ^{ème}

Tabl.4 : Taux de réussite des assauts (n=15 mâles).

	total fanning	%/séquence	par fanning	ET
Durée	0:21:35		0:00:23	0:00:19
	21,52	30,2%	0,38	0,32

Tabl.5 : Durée de « fanning » sur l'ensemble des observations (n=56). ET=Ecart Type ; nb=nombre ; min=minute.

Une phase unitaire de « fanning » du mâle de *C. catoirii* ne dure donc en moyenne que 23 secondes et le mâle passe un peu moins d'1/3 du temps d'appel à cette activité. La variabilité est assez marquée mais reste correcte au vu de la durée du phénomène. Elle indiquerait que la durée minimum moyenne de « fanning » se situerait à 4 secondes, ce qui est plausible, puisque nous avons d'ailleurs dû pour cette espèce, tenir compte des séquences de « fanning » de moins de 5 secondes. La durée moyenne d'une séquence de « fanning » a pu être comparée entre les deux espèces étudiées.

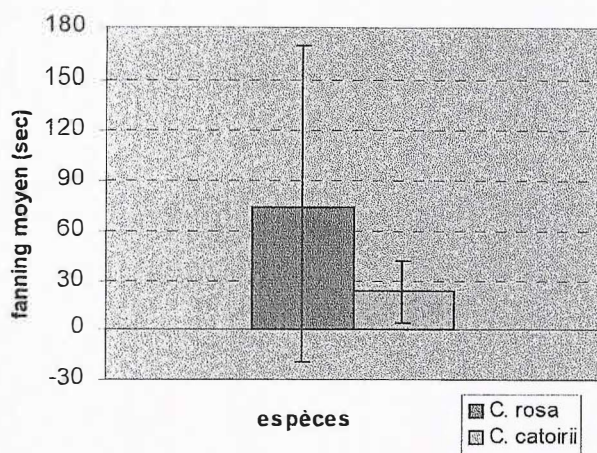


Fig.8 : Comparaison du temps de « fanning » chez les 2 espèces.

Il apparaît que la durée moyenne d'une phase unitaire de « fanning » est trois fois plus longue chez le mâle de *C. rosa* que chez celui de *C. catoirii* (respectivement 75 secondes contre 23). On note cependant une plus grande variabilité de ces temps chez *C. rosa* ($ET=93.6 > \text{durée moyenne}$).

1.3 Distribution spatiale des leks en verger d'agrumes non traité (pour l'espèce *C. rosa* uniquement)

Les trois relevés sont résumés sur le plan de parcelle en annexe.

(voir annexe 11)

Des leks ont pu être localisés sur des arbres de caractéristiques très différentes. Par exemple l'arbre F1 comportait peu de fruits en place et peu de fruits au sol, par opposition à l'arbre F6, qui montrait en outre une hauteur supérieure.

Nous pouvons toutefois envisager que la formation des leks sur notre parcelle soit plutôt due à l'orientation générale, ou encore au nombre de fruits mûrs, voire pourrissants, desquels se dégagent une odeur prononcée.

Curieusement, la plupart des mâles que nous avons vus, en particulier en appel, étaient situés sur des fruits. Cela n'est pas sans rappeler les observations faites par PROKOPY & HENDRICKS (1979) et par BURK (1983, in ARITA & KANESHIRO 1989).

1.4 Observation fine de leks en verger d'agrumes non traité (pour l'espèce *C. rosa* uniquement)

Nous n'avons pu réaliser que 2 répétitions, l'une d'elle restant insatisfaisante. En effet, la parcelle sur laquelle s'est déroulée l'étude a subi un traitement insecticide inattendu. Aussi, bien que nous ayons patienté pour avoir une recolonisation par les

mouches, des femelles ont pu être de nouveau observées en quantité appréciable mais non des mâles.

D'autres facteurs pourraient également expliquer cette absence de mâles sur la parcelle :

- le manque de vent ces jours là (un minimum serait requis pour que la phéromone se disperse efficacement, en dessous duquel les mâles n'appelleraient pas ; cf. hypothèse de dispersion des molécules de phéromone à travers l'arbre, ARITA & KANESHIRO, 1989). Des expériences complémentaires en tunnel de vol sont nécessaires pour valider ou infirmer cette hypothèse.
- la maturité avancée des fruits de la parcelle (stimulus olfactif peut-être répulsif).
- l'état de fécondation des femelles. Déjà accouplées au moins une fois, elles ne répondraient plus aux appels phéromonaux des mâles ; cela contraindrait ces derniers à prospecter d'autres parcelles à la recherche de femelles plus réceptives.

Quoi qu'il en soit, un lek était toujours formé au sein d'un seul arbre, et ce même lors des observations précédentes de distribution spatiale.

1.5 Observation de leks en grande cage, avec effectif limité

Les 1^{ers} essais réalisés avec des individus sauvages se sont révélés infructueux (pas d'appel net, peu voire pas d'occupation du plant) ; aussi avons-nous choisi d'utiliser des individus d'élevage. Plusieurs hypothèses peuvent être avancées pour expliquer ce phénomène :

- soit les individus sauvages sont plus sensibles dans le choix de la plante-hôte, et le plant proposé ne leur convenait pas ;
- soit les mâles utilisés n'étaient pas bien matures, ce qui semble peu probable étant donné qu'ils ont été testés à nouveau lorsqu'ils étaient plus âgés ;
- soit l'appel phéromonal nécessitait un effet de groupe « motivant » pour former un lek, et les mâles utilisés n'étaient pas suffisamment nombreux.

Les répétitions ayant donné un résultat (appels sur le plant) ont été réalisées avec deux lots d'élevage : l'un dont l'âge s'est étalé de 25 à 38 jours ; l'autre avec des individus plus jeunes, d'un âge « optimal » pour l'accouplement de 15-16 jours (QUILICI & FRANCK, 1997).

Nous avons aussi décidé d'employer plus de mâles à chaque répétition, leur nombre allant de 5 à 8 selon la disponibilité, une limite étant imposée par le travail de suivi nécessaire.

Des positions occupées par chacun des mâles en appel au sein d'un lek, nous avons pu déduire une distance inter-mâle (D) au sein du lek, et de la même façon, nous avons pu en faire une moyenne pour chacun des leks observés (répétitions ayant fonctionné).

Nous n'avons pas tenu compte des appels qui ont pu avoir lieu sur les parois de la cage pour le calcul de ces distances (nous considérons que ces derniers ne participaient pas au lek).

Répétition	D-moyenne	nb de distances
1	23,4	33
2	29,4	21
3	23,8	28
4	30,6	15
5	14,5	15
6	41,3	6
7	32,1	20
Moyenne globale	27,9	
ET	8,4	

Tableau 6 : Distance moyenne entre les mâles de *C. rosa* au sein d'un lek.
D=distance (en cm) ; nb=nombre ; ET=Ecart-Type.

La distance moyenne pour l'ensemble des répétitions (27.9 cm) reste assez élevée ; toutefois nous avons pu constater qu'une partie importante du lek pouvait se situer à une distance beaucoup plus réduite (~10-15 cm) formant comme le « noyau » du lek. Le Tableau 7 traduit l'étendue de la gamme des distances observées entre mâles.

Minima	3,5
Maxima	67
Moyenne	26,2
Médiane	23,0

Tableau 7 : Caractéristiques statistiques de la distance entre les mâles de *C. rosa* (en cm) au sein d'un lek.

La distance minimale observée (3.5 cm) correspond à celle qui sépare deux mâles sur une même feuille. C'est une distance arbitraire, fixée d'après la distance approximative qui sépare les deux points virtuels situés au centre de chacun des deux lobes d'une feuille de combava, à mi-distance entre les extrémités le long de la nervure centrale).

La valeur médiane est inférieure à celle de la moyenne globale, ce qui laisse présager que la distance effective entre mâles est plus réduite. Notons également que la moyenne calculée ici sur la totalité des individus (et non la moyenne sur les 7 répétitions) est aussi légèrement inférieure.

La distance maximale observée (67 cm) n'est pas négligeable par rapport à la petite taille de notre plant et aux faibles distances qui peuvent séparer certains mâles ; nous pouvons supposer qu'au sein de la canopée d'un arbre adulte, cette distance nous semblerait moins grande. Il est cependant possible que, dans la nature, cette distance soit plus grande, l'arbre présentant probablement plus de sites potentiels pour l'appel.

Par ailleurs, l'hypothèse émise à partir des observations vidéo, selon laquelle les séances de nettoyage des mâles lors de l'appel auraient pour fonction d'augmenter la surface de phéromone, nous a amenés à vérifier s'il pouvait y avoir un lien entre le temps passé à se nettoyer avant l'appel et le fait que ce dernier ait lieu. Nous avons donc fait une estimation assez grossière des temps de nettoyage de chaque mâle pour les répétitions où ces données étaient exploitables (avec ou sans appel, ni accouplement).

Mâles ayant appelé (51)		
	Tps de nettoyage	Tps/nettoyage
Moyenne	0:17:49	0:03:04
ET	0:18:33	0:04:19

Mâles n'ayant pas appelé (25)		
	Tps de nettoyage	Tps/nettoyage
Moyenne	0:28:34	0:03:37
ET	0:17:11	0:02:43

Tabl.8 : Temps moyen de nettoyage par mâle, pour des mâles de *C. rosa* ayant appelé ou non par la suite.

A l'aide du logiciel STATISTICA, nous avons réalisé un test U de MANN-WHITNEY. On n'observe pas de différence significative entre ces deux catégories de mâles concernant la durée moyenne d'un nettoyage ($U=501.5$; $P>0.13$). Toutefois, cette différence est significative au seuil de 5% pour le temps moyen de nettoyage par mâle ($U=405$; $P<0.01$).

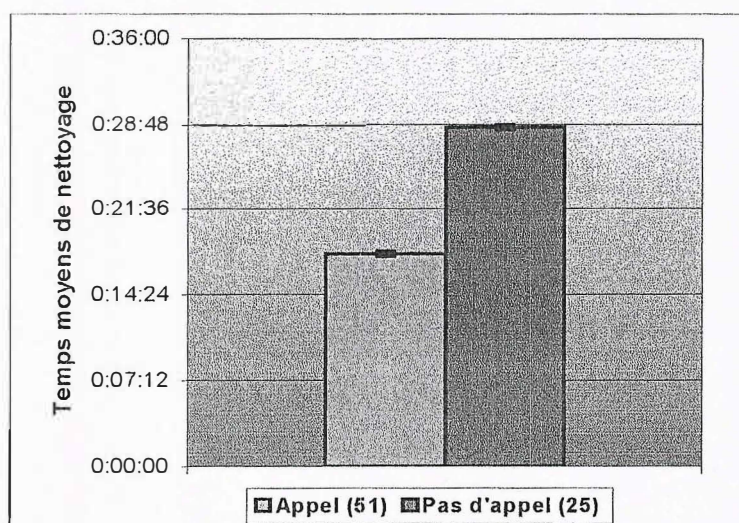


Fig.9 : Temps moyen de nettoyage par mâle, pour des mâles de *C. rosa* ayant appelé ou non.

Curieusement, le temps de nettoyage le plus long correspond aux mâles n'ayant pas appelé. Nous pouvons expliquer ce phénomène par le fait que nous n'avons pas tenu compte des nettoyages ayant eu lieu une fois l'appel entamé, et qu'ainsi, la période réelle de nettoyage des mâles ayant appelé est sous-estimée.

Il aurait été intéressant de pouvoir arrêter le calcul des temps de nettoyage pour les mâles n'appelant pas, au début de l'appel des autres mâles. Mais tous les mâles ne commencent pas l'appel au même moment, et parfois, nous n'avons pas observé d'appel du tout. Aussi, il ne nous a pas été possible de déterminer un cadre identique aux temps de nettoyage de tous les mâles.

Enfin, nous avons examiné les résultats qualitatifs concernant le choix des femelles.

Sur les 5 accouplements qui ont eu lieu, un seul s'est produit avec le 1^{er} et seul mâle visité. Tous les autres ont donné lieu à au moins deux visites.

D'autre part, nous avons pu constater que la femelle, qui semble réceptive et effectuant son choix, peut se poser directement sur une feuille où se trouve un mâle, ou bien se poser à proximité. Dans ce second cas, nous supposons même qu'en général elle est ainsi capable d'observer le mâle (d'après sa posture et le fait qu'elle rejoigne la feuille occupée par le mâle par la suite, en marchant ou par un tout petit vol).

Une fois la femelle posée sur une feuille en présence d'un mâle, il arrive qu'elle en reparte très vite, ne laissant pas au mâle l'opportunité de tenter un assaut. Nous pouvons donc supposer que les signaux qu'elle reçoit du mâle ne lui conviennent pas, et l'amènent à poursuivre sa prospection. Ceci constituerait donc une première étape dans le choix qu'effectue la femelle. Elle peut alors immédiatement visiter un autre mâle à proximité.

Lorsque la femelle reste sur la même feuille que le mâle, il s'écoule très peu de temps avant qu'il ne se produise une interaction. Cependant, celle-ci ne se traduit pas forcément par un accouplement : même si le mâle tente l'assaut, la femelle ne l'accepte pas automatiquement et peut encore à ce moment s'envoler ou se laisser choir, limitant ainsi fortement la possibilité d'accouplement. Il pourrait donc s'agir là d'un second niveau de choix par la femelle.

Un seul cas s'est présenté à nous où la chute du couple n'a pas interrompu la tentative d'accouplement ; une fois tombés au sol, le mâle n'a pas lâché prise, et la femelle s'est remise sur pattes tant bien que mal. Cela nous amène à nouveau à constater qu'il existe une certaine violence dans les accouplements de cette espèce, voire quelques cas d'accouplement forcé (cf. § 2.1.2. Analyse vidéo[...]).

En dehors de ce cas exceptionnel, l'accouplement se produit donc toujours sur la feuille où se trouve le mâle, la femelle venant à lui. Cette dernière semble s'orienter plus vers le mâle que vers une feuille particulière.

Toutefois, une feuille du plant est apparue sensiblement plus visitée que les autres, du moins par les mâles (feuille n°109 ; 16 visites en 7 leks, soit une fréquence=2,3 fois par lek). Cette feuille a été fréquentée par plus de la moitié des leks formés, et qui plus est, plusieurs fois au cours d'un même lek (>2 fois).

Nb moyen de feuilles visitées par mâle, au sein d'un lek (n=7)	2,8
Feuilles fréquentées dans plus de la moitié des leks (1 fois sur 2)	n°s 26, 90, 109 , 111, 112, 134, 136, 137 Dont 2 des 5 lieux d'accouplement
Feuilles supplémentaires fréquentées dans plus de 40 % des leks	+n°s 35, 100, 126, 112, 134, 135, 136, 132, 140 dont 3 des 5 lieux d'accouplement

Tabl.9 : Fréquentation moyenne des feuilles du plant par lek.

Puisque chaque mâle visite en moyenne plus de 2 feuilles au sein d'un lek, il est donc amené à y changer de position au moins une fois. Il existe donc une véritable dynamique au sein du lek, qui multiplie les possibilités de rencontre.

Il devient alors intéressant d'examiner si le mâle en place (« mâle résident ») possède un avantage pour défendre son territoire vis-à-vis du mâle arrivant, et ainsi déterminer si l'existence d'une hiérarchie au sein du lek ne réduirait pas forcément la part du choix exercé par la femelle.

Sur l'ensemble des observations de leks, quatre seulement ont donné lieu à des interactions mâle-mâle sur feuille.

Sur 23 interactions, soit en moyenne 5 à 6 (5.75) par lek où des interactions ont été observées, 9 sont « gagnées » par le mâle déjà en place, contre 14 pour le mâle arrivant. Les mâles résidents ne réussissant à garder leur territoire que dans un peu plus de 39% des cas, on ne peut dire qu'ils bénéficient d'un quelconque avantage de par leur antériorité. Ils tendraient même au contraire à être désavantagés.

Il ne semble donc pas y avoir de hiérarchie fixe au sein du lek.

QUATRIEME PARTIE : Discussion

Nous avons pu confirmer que le rythme d'appel phéromonal de *C. rosa* est centré sur la fin de journée, lorsque la luminosité s'abaisse. Selon MYBURGH (1962), pour *C. capitata* la période de la journée concernée se situe entre 11h00 et 16h00 et n'est donc pas du tout la même. C'est un point de divergence non négligeable entre ces deux espèces (distinction des niches écologiques) et qui justifie d'autant plus des travaux plus approfondis sur *C. rosa*.

Le rythme circadien d'appel de *C. catoirii* semble, lui, être induit par le facteur abiotique lumière, non pas en fonction de son intensité elle-même, mais en fonction de la variation de celle-ci. Cela expliquerait pourquoi le comportement s'arrête après une certaine durée, une fois que ce facteur, bien qu'à son maximum d'intensité pour la journée, stagne à ce niveau.

Comportement de cour :

Du point de vue évolutif, le comportement de cour est d'autant plus complexe que le choix d'un partenaire par la femelle est possible (BATEMAN, 1972 ; in : SIVINSKI & BURK, 1989 ; HEADRICK & GOEDEN, 1994). C'est le cas lorsque la plante hôte est extrêmement abondante et distribuée au hasard (dans l'espace et le temps).

Nous avons pu constater que les mâles de *C. rosa* n'effectuent pas de « buzzing », contrairement à ceux de *C. capitata* ou de *C. catoirii*. Le « fanning » plus rapide qu'ils semblent exercer serait donc simplement attribué à l'identification intraspécifique.

Cependant, la présence des poils tibiaux sur les pattes médianes de *C. rosa* pourrait induire l'intervention de stimuli visuels au cours du comportement de cour (comme les soies orbitales chez les deux autres espèces).

C. capitata serait donc plus proche de *C. catoirii* (manifestation du « buzzing », caractères morphologiques communs), bien que la période d'appel soit décalée un peu plus tôt dans la matinée.

L'appel phéromonal des mâles de *C. rosa* a lieu préférentiellement sous une feuille, de préférence sur une plante hôte mais pas nécessairement.

Les observations en verger n'ont pas corroboré ce résultat ; plusieurs explications peuvent être avancées à ce sujet :

- le statut de fécondation des femelles aurait pu induire cette stratégie de reproduction
- la vigilance des observateurs a pu être déjouée par la possibilité que les mâles sous les feuilles soient moins visibles. Chacun des observateurs n'ayant qu'un peu moins de 2 minutes par $\frac{1}{2}$ face d'arbre, ces mâles deviennent encore moins repérables.

Bien que nous ne soyons pas à l'abri d'un biais dû à l'observateur, la première hypothèse nous semble être la plus plausible. Elle ouvre la voie à d'autres observations à effectuer en milieu naturel, accompagnées d'analyses sur les femelles et d'observations sur la réussite des mâles positionnés sur les fruits.

L'analyse vidéo nous a fourni de précieuses informations sur le comportement d'appel, en particulier sur les temps moyens de « fanning » et sur la phase d'assaut des deux espèces étudiées.

Les durées de « fanning » calculées sont difficilement comparables à celles obtenues sur *C. capitata* par BLARD (1998). Cet auteur, souhaitant séparer les différentes phases du comportement de cour et les comparer en fonction du succès ou de l'échec de l'accouplement, n'a en effet pas traité le même type de séquences. Il ne s'est intéressé qu'aux séquences où une tentative d'assaut se produisait, s'arrêtant après celui-ci, qu'il y ait accouplement ou non.

Nous n'avons donc pu comparer ces temps qu'entre les deux espèces de notre étude, soulignant une marge plus large chez *C. rosa* autour d'un temps moyen passé en « fanning » près de trois fois plus long que chez *C. catoirii*. Cela conforte l'impression initiale que le mâle de *C. catoirii* effectue peu de « fanning » « à vide ». Ce pourrait être en relation avec le faible succès des mâles de cette espèce dans leurs assauts. En effet, la période de comportement sexuel est plus courte chez *C. rosa*, mais le mâle passe plus de temps en « fanning » à chaque fois ; or sa réussite est plus conséquente : Serait-ce donc la durée du « fanning » qui déterminerait la réussite de l'assaut et celle-ci se concrétise plus rapidement ?

L'absence de références bibliographiques sur *C. catoirii* ne nous permet pas de comparer nos observations avec d'autres. Nous savons maintenant que les mâles de l'espèce effectuent un « buzzing » et que, lorsqu'il y a assaut, il se produit à contre-temps des mouvements de « buzzing ».

La faible abondance de cette espèce à la Réunion semble suggérer que sa stratégie reproductrice (dont sa gamme d'hôtes) serait moins efficace que celle de *C. capitata*, elle-même moins efficace que celle de *C. rosa*.

Concernant la distribution spatiale et l'observation fine des leks en conditions naturelles (verger non traité), les localisations des leks confirment la définition donnée par ARITA & KANESHIRO (1985), SHELLY *et al.* (1993), et WHITTIER *et al.* (1994), pour laquelle le territoire correspond à celui du lek entier, c'est-à-dire un arbre.

Malheureusement, nous n'avons pu obtenir beaucoup de données en milieu naturel. Mais le fait que la quasi-totalité des mâles en appel se soit trouvée sur fruit est particulièrement intéressant. Nous pourrions tenter en effet de relier ce fait à la disparition des mâles lors des observations ultérieures.

En effet si, comme l'indiquent PROKOPY & HENDRICKS (1979) et BURK (1983, in ARITA & KANESHIRO 1989) (cf. § 3.1.3. Distribution spatiale des leks[...]), les mâles n'appellent sur fruit que lorsque de nombreuses femelles sont déjà fécondées (NB : il s'agit de travaux sur *C. capitata*), dans le but d'essayer de leur faire réaliser un deuxième accouplement, une accumulation d'échecs dans cette tâche aurait pu pousser les mâles à quitter la parcelle pour d'autres présentant moins de femelles fécondées.

Cela expliquerait peut-être également pourquoi l'observation de mâles en appel sur fruit a été si rare lors des expérimentations en grandes cages (rythme circadien d'appel).

D'autres aspects de la distribution spatiale de mâles au sein des leks ont été mis en évidence lors de nos expérimentations. Lors de l'étude du rythme circadien, le graphique en 3 dimensions sur la localisation des leks nous donne une vision plus globale de la répartition des mâles.

D'autre part, l'étude des leks artificiels obtenus en grande cage avec des effectifs limités de mâles nous a permis d'estimer les limites du volume actif du lek. En outre, des informations sur la dynamique d'un lek peuvent être retirées de cette étude : proportion de mâles qui appellent, déplacement des mâles qui appellent, et de la femelle effectuant son choix au sein du lek.

Nous avons également constaté que des mâles pouvaient appeler sur la paroi de la cage. Parfois, la femelle se posant assez près d'eux, nous pourrions envisager que des leks pourraient se former aussi sur la paroi. Toutefois, aucune interaction du type mâle-femelle n'est intervenue dans ces conditions. Ces mâles ne constituent donc apparemment pas des leks, ou bien ces leks ne sont pas attractifs pour les femelles (stratégie peu efficace)...

De plus, des changements de position des mâles en appel indiquent l'existence d'une véritable dynamique au sein du lek. Ces changements peuvent être aussi bien la cause que le résultat d'interactions de nature mâle-mâle.

L'étude de ces interactions ne nous a pas permis de mettre en évidence de hiérarchie au sein d'un lek. Seule l'aptitude du mâle en place antérieurement (mâle résident) à défendre son territoire a pu être évaluée. Le mâle résident ne possède aucun avantage au cours de telles interactions. Cela va dans le sens des observations de SHELLY & KANESHIRO (1991) qui avaient constaté un tel phénomène chez *Bactrocera dorsalis* HENDEL (la « mouche orientale des fruits »).

Par ailleurs, lors des répétitions ayant eu lieu avec les mêmes mâles plusieurs jours de suite, aucun mâle ne s'est accouplé une seconde fois, bien que certains mâles nous aient semblé être visités plus fréquemment.

Pourtant, une feuille du plant a été beaucoup plus visitée que les autres. Cela semble indiquer une reconnaissance de cette feuille par les mâles, soit du fait de ses caractères physiques (morphologie et environnement), soit par un marquage olfactif distinctif réalisé par les mâles en appel sur elle, et témoignant ainsi de sa qualité.

Cette seconde hypothèse serait à relier avec les activités de « marquage du substrat » décrites au § 2.1.2. Analyse vidéo[...].

Choix de la femelle :

Pourtant les femelles semblaient orienter leurs déplacements en fonction de la présence d'un mâle sur une feuille et non selon la feuille elle-même. Nous n'avons pas vu de femelle se poser en face supérieure d'une feuille où un mâle appelait en dessous ; elle paraît même observer le mâle avant de se décider à se poser sur sa feuille. Ces observations tendent à contredire l'hypothèse de ARITA & KANESHIRO (1989) qui indique que le mâle de *C. capitata* se positionne sous la feuille afin de pouvoir être prévenu de l'arrivée d'un congénère ou d'un prédateur en apercevant sa silhouette par transparence au travers de la feuille. En effet, dans les conditions de nos expérimentations, le mâle ne peut être averti de l'arrivée d'une femelle de cette façon. Des signaux visuels directs doivent donc aussi prendre une place importante dans la détection des individus de l'autre sexe, et leur réunion sur une même feuille.

Néanmoins, il reste possible que les interactions entre mâles antérieures à l'arrivée d'une femelle dans le lek affectent le choix des femelles. Celles-ci repéreraient d'abord la feuille optimale, mais ne s'y poseraient qu'en présence d'un mâle (ce qui expliquerait que les femelles ne se posent pas en premier lieu systématiquement sur la même feuille). Le choix sur le mâle ne serait exercé qu'en second lieu. Dans ce cas, l'évaluation de la feuille optimale serait tout de même sensiblement différente pour chaque femelle (deux accouplements n'ont jamais eu lieu sur la même feuille), et les mâles ne seraient pas non plus capables de la repérer correctement.

L'hypothèse selon laquelle la femelle choisit activement son mâle au sein du lek nous paraît donc être la plus vraisemblable.

Assaut du mâle :

A plusieurs reprises, nous avons pu remarquer que l'assaut effectué par le mâle pouvait s'avérer à caractère relativement brutal, en particulier si la femelle ne semblait pas consentante. Et si généralement de telles tentatives échouent du fait de la femelle, il existe une exception dans nos observations. Nous pouvons émettre deux hypothèses pour expliquer celui-ci :

- soit la femelle montrait quand même un minimum de motivation et a accepté cet accouplement de « second choix »,
- soit le mâle l'a réellement forcée à l'accouplement.

Bien qu'il soit difficile de trancher, il nous semble qu'en tout état de cause, il existe des cas où la femelle est forcée, même si c'est à un moindre niveau dans le cadre de la première hypothèse.

Nous avons par ailleurs envisagé que le comportement de choix qu'effectue la femelle comportait au moins deux niveaux. Peut-être une femelle trop hésitante verrait-elle alors le choix de l'accouplement être entrepris, ou tout au moins partiellement influencé, par l'entrée en action du mâle (tentative d'assaut), à la dernière étape du choix. Elle laisserait ainsi une place dans son choix à l'opportunisme du mâle. Cela pourrait expliquer pourquoi, bien que l'une des feuilles ait été largement plus fréquentée que les autres, plus d'accouplements n'y ont pas eu lieu.

Conclusion

Il serait important de compléter cette étude avec des données obtenues sur des individus sauvages.

Pour *C. catoirii*, assez rare dans la nature, il convient de préciser les méthodes d'élevage, afin de pouvoir réaliser une description comportementale plus poussée. Bien que quelques travaux aient été consacrés à *C. capitata*, les observations ou expérimentations en milieu naturel demeurent rares. Les difficultés que nous avons nous-mêmes rencontrées avec *C. rosa* soulignent combien il est plus aisé de travailler avec des mouches d'élevage. Cependant, la vérification des résultats « sur le terrain » demeure indispensable, et ce aussi sur d'autres espèces ou à d'autres périodes de l'année.

L'étude de la dynamique des leks devrait se développer dans un proche avenir et ce, sur un nombre croissant d'espèces.

Les résultats des travaux en cours sur la comparaison du comportement des mâles stériles ou sauvages de *C. capitata* ne sont pas encore disponibles, et n'ont donc pu nous servir de base de comparaison.

L'étude des modalités du choix exercé par la femelle de *C. rosa* a été abordée au cours de notre travail. Dans ce domaine, de nombreuses hypothèses (parfois même à la limite de la contradiction) ont pu être émises. Elles devraient servir de base pour des recherches futures plus approfondies. En particulier, des expérimentations pourraient utiliser des feuilles de plante hôte qui auraient subi ou non un traitement de marquage au préalable, à la phéromone.

L'influence des caractéristiques du mâle sur le succès de l'accouplement semble être non négligeable dans le cas de *C. rosa*, du fait notamment du caractère relativement brutal de certains assauts.

L'agriculture réunionnaise demeure menacée par l'important ravageur que constitue la mouche du Natal. Toutefois, le progrès régulier des recherches permet une amélioration constante des méthodes de lutte.

La persévérance et le maintien de financements nécessaire aux recherches appliquées en ce domaine doivent se poursuivre pour que l'île puisse poursuivre le développement de son potentiel agricole et renforcer la volonté de ses agriculteurs de s'y investir.

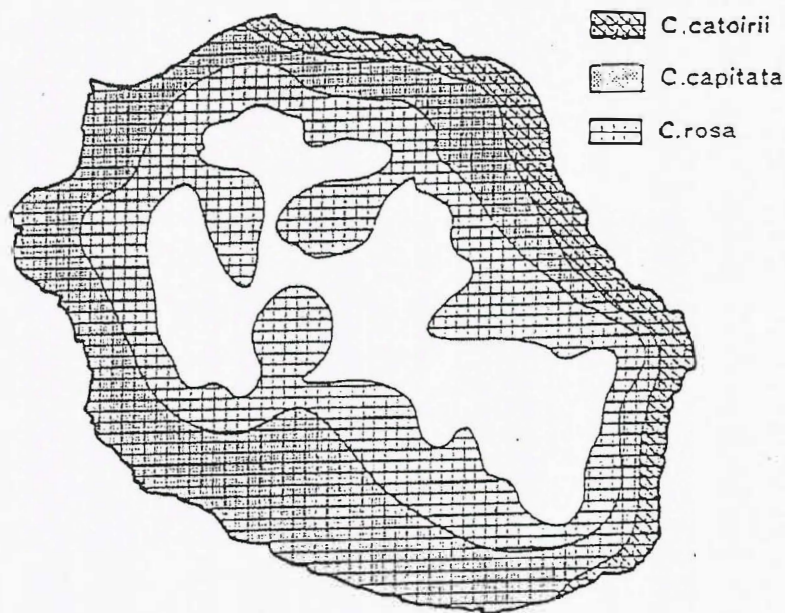
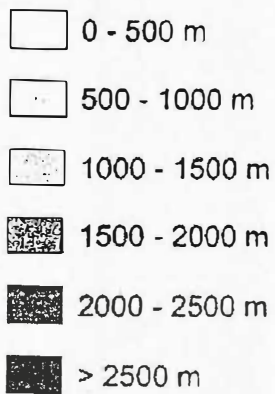
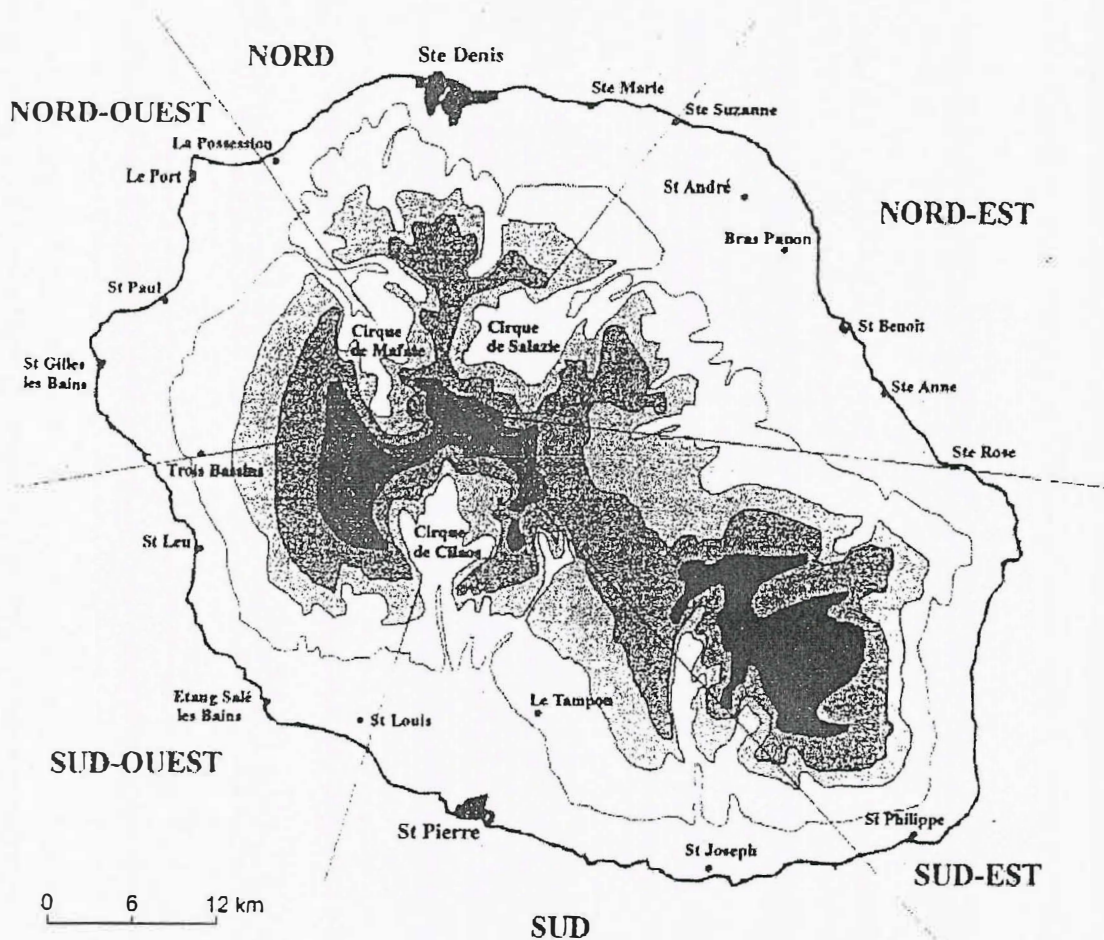
Références bibliographiques

- ARITA L. H. & KANESHIRO K. Y. (1985). «The dynamics of the lek system and mating success in males of the mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata* (Wiedemann) ». Proceedings, Hawaiian Entomological Soc., 25 : 39-48.
- ARITA L. H. & KANESHIRO K. Y. (1989). « Sexual selection and lek behavior in the mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata* (Diptera : Tephritidae) ». Pacific Science, 43 (2) : 135-143.
- BLARD F. (1998). « Influence de quelques éléments du comportement de cour de *Ceratitis (Ceratitis) capitata* (Wied.) (Diptera : Tephritidae) sur la réussite de l'accouplement ». Rapport de DESS E.T.A.P.E., Univ. Paris XIII, 19 pp.
- BONHOMME A. (1992). « Etude de l'influence de la température sur le potentiel biotique de *Ceratitis rosa*, Karsch (Diptera : Tephritidae) ». Mémoire de DAA, ENSAIA Nancy, 49 pp.
- BRADBURY J. W. (1981). « The evolution of leks ». In : Alexander R. D. & Tinkle D. W. (eds). Natural selection and social behavior : Recent research and new theory. Chiron, New York. 9 : 138-169.
- BRICENO R. D., RAMOS D. & EBERHARD W. G. (1996). « Courtship behavior of male *Ceratitis capitata* (Diptera : Tephritidae) in captivity ». Behavioral Ecology Symposium '95. Florida Entomologist, 79 (2) : 130-143.
- ETIENNE J. (1982). « Etude systématique, faunistique et écologique des Téphritides de la Réunion ». Thèse, Ecole Pratique des Hautes Etudes, 3^{ème} section, Paris, 100 pp.
- ETIENNE J. (1973). « Conditions artificielles nécessaires à l'élevage massif de *Ceratitis rosa* (Diptera : Trypetidae) ». Ent. Exp. & appl., 16 : 380-388.
- FERON M. (1962). « L'instinct de reproduction chez la mouche méditerranéenne des fruits *Ceratitis capitata* Wied. (Diptera : Tephritidae) ». Comportement sexuel. Rev. Pathol. Veg. Entomol. Agr. Fr., 41 : 1-78.
- HEADRICK D. H. & GOEDEN R. D. (1994). « Reproductive behavior of California fruit flies and the classification and evolution of Tephritidae (Diptera) mating systems ». Studia Dipterologica, 1 (2) : 195-252.
- JONES O. T. (1989). « *Ceratitis capitata* ». ». In : Robinson A. S. & Hooper G. (eds). World Crop Pests ; Fruit Flies : Their biology, natural enemies and control. Elsevier, Amsterdam. 3A : 179-183.

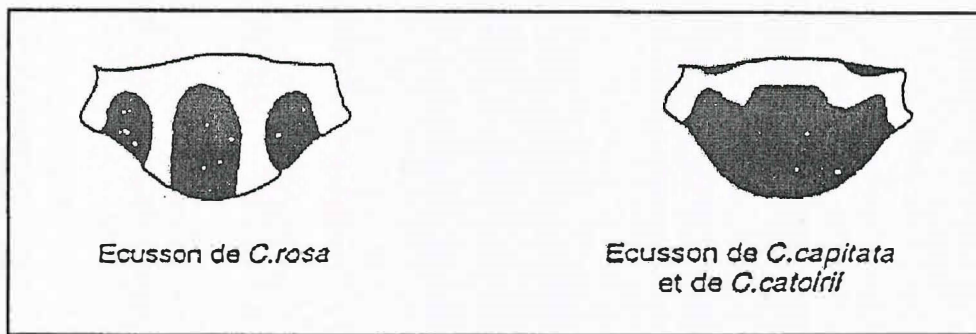
- KOYAMA J. (1989). « Tropical Dacines ». In : Robinson A. S. & Hooper G. (eds). World Crop Pests ; Fruit Flies : Their biology, natural enemies and control. Elsevier, Amsterdam. 3A : 165-168.
- LABARRERE P. (1992). « Quelques aspects du comportement de *Ceratitis rosa* Karsch (Diptera : Tephritidae) en conditions semi-naturelles ». Mémoire de maîtrise B.O.P., Univ. Paris VI, 38 pp.
- MOUNIAMA C. (1994). « Etude comportementale de la communication phéromonale chez deux *Ceratitis* spp. de la Réunion ». Rapport de DEA de Biologie et Agronomie, Univ. de Rennes I, ENSA de Rennes. 26 pp.
- MYBURGH A. C. (1962). « Mating habits of the fruit flies *Ceratitis capitata* (Wied.) and *Pterandrus rosa* (Ksh). South african Journal of agricultural Science, 5 (3) : 457-463.
- PEPPUY A. (1993). « Influence de l'alimentation sur l'appel phéromonal du mâle de la mouche du Natal *Ceratitis (pterandrus) rosa* Karsch (Diptera : Tephritidae) ». Mémoire de maîtrise B.O.P., Univ. Paris VI, 26 pp.
- PROKOPY R. J. & HENDRICH S. J. (1979). « Mating behavior of *Ceratitis capitata* on a field-caged host tree ». Ann. Entomol. Soc. Am., 72 : 642-648.
- QUILICI S. (1993). « La protection phytosanitaire des agrumes : les ravageurs ». In : Grisoni M. (ed.). La culture des agrumes à la Réunion. CIRAD-FLHOR Réunion, 102 pp. : 55-89.
- QUILICI S. & FRANCK A. (1997). « Field cage studies on mating behaviour of *Ceratitis* spp. in Reunion Island ». Papier présenté à The 3rd coordination meeting of the FAO/IAEA program « Medfly mating behavior ». Tel-Aviv, Israel. Unpublished document, 5 pp.
- QUILICI S. & SIMIAND C. (1992). « Campagne de lutte raisonnée contre les mouches des fruits ». Note technique, CIRAD-FLHOR Réunion, 11 pp.
- SHELLY T. E. & KANESHIRO K. Y. (1991). « Lek behavior of the oriental fruit fly, *Dacus dorsalis*, in Hawaiï (Diptera : Tephritidae) ». J. Ins. Behavior, 4 (2) : 235-240.
- SHELLY T. E. & WHITTIER T. S. (1993). « Lek distribution in the mediterranean fruit fly (Diptera : Tephritidae) : Influence of tree size, foliage density and neighborhood ». Proceedings of the Hawaiian Entomological Soc., 32.
- SHELLY T. E., WHITTIER T. S. & KANESHIRO K. Y. (1993). « Behavioral responses of mediterranean fruit flies (Diptera : Tephritidae) to trimedlure baits : Can leks be created artificially ? ». Ann. Entomol. Soc. Am., 86 : 341-351.
- SHELLY T. E., WHITTIER T. S. & KANESHIRO K. Y. (1994). « Sterile Insect Release and the natural mating system of mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata* (Diptera : Tephritidae) ». Ann. Entomol. Soc. Am., 87 (4) : 470-480.

- SIVINSKI J. (1989). « Lekking and the small-scale distribution of the sexes in the caribbean fruit fly, *Anastrepha suspensa* (Loew) ». J. Ins. Behavior, 2 (1) : 3-13.
- SIVINSKI J. & BURK T. (1989). « Reproductive and mating behavior ». In : Robinson A. S. & Hooper G. (eds). World Crop Pests ; Fruit Flies : Their biology, natural enemies and control. Elsevier, Amsterdam. 3A : 343-348.
- SMITH P. H. (1989). « Behaviour ; behavioural partitioning of the day and circadian rhythmicity ». In : Robinson A. S. & Hooper G. (eds). World Crop Pests ; Fruit Flies : Their biology, natural enemies and control. Elsevier, Amsterdam. 3A : 325-341.
- WHITE I. M. & ELSON-HARRIS M. M. (1992). « Fruit flies of economic significance : Their identification and bionomics ». C.A.B. International. Wallingford, Oxon OX108DE, UK, 601 pp.
- WHITTIER T. S., KANESHIRO K. Y. & PRESCOTT L. R. (1992). « Mating behavior of the mediterranean fruit flies (Diptera : Tephritidae) in a natural environment ». Ann. Entomol. Soc. Am., 85 : 214-218.
- WHITTIER T. S., NAM F. Y., SHELLY T. E. & KANESHIRO K. Y. (1994). « Male courtship success and female discrimination in the mediterranean fruit fly (Diptera : Tephritidae) ». J. Ins. Behavior, 7 : 159-170.

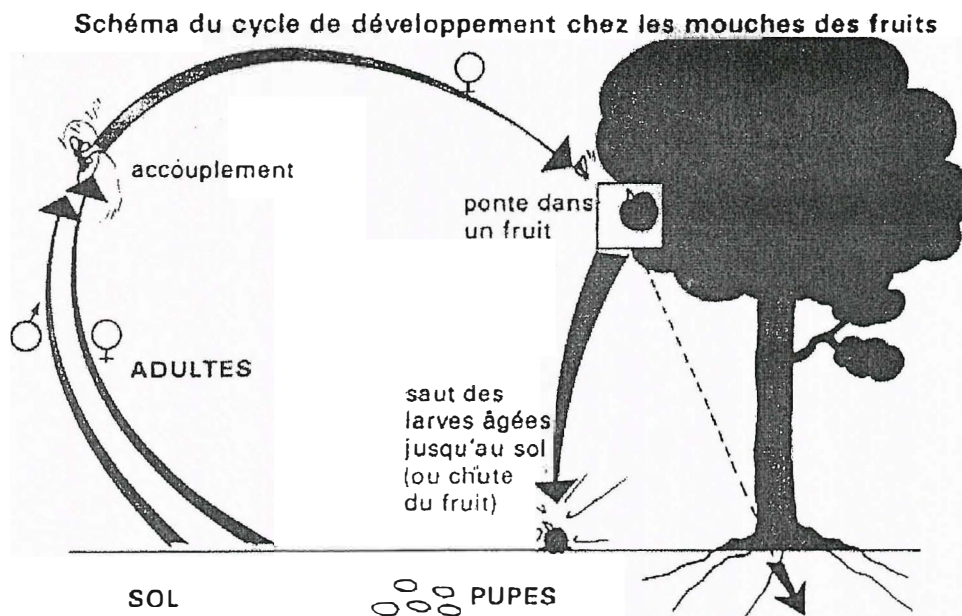
ANNEXES



♦ doc.1: Carte de la Réunion montrant la séparation naturelle orientée nord-ouest/sud-est; Carte de répartition des espèces de mouches des fruits à la Réunion.



- ♦ doc.2 : Distinction des espèces de l'étude en fonction de leurs écussons.

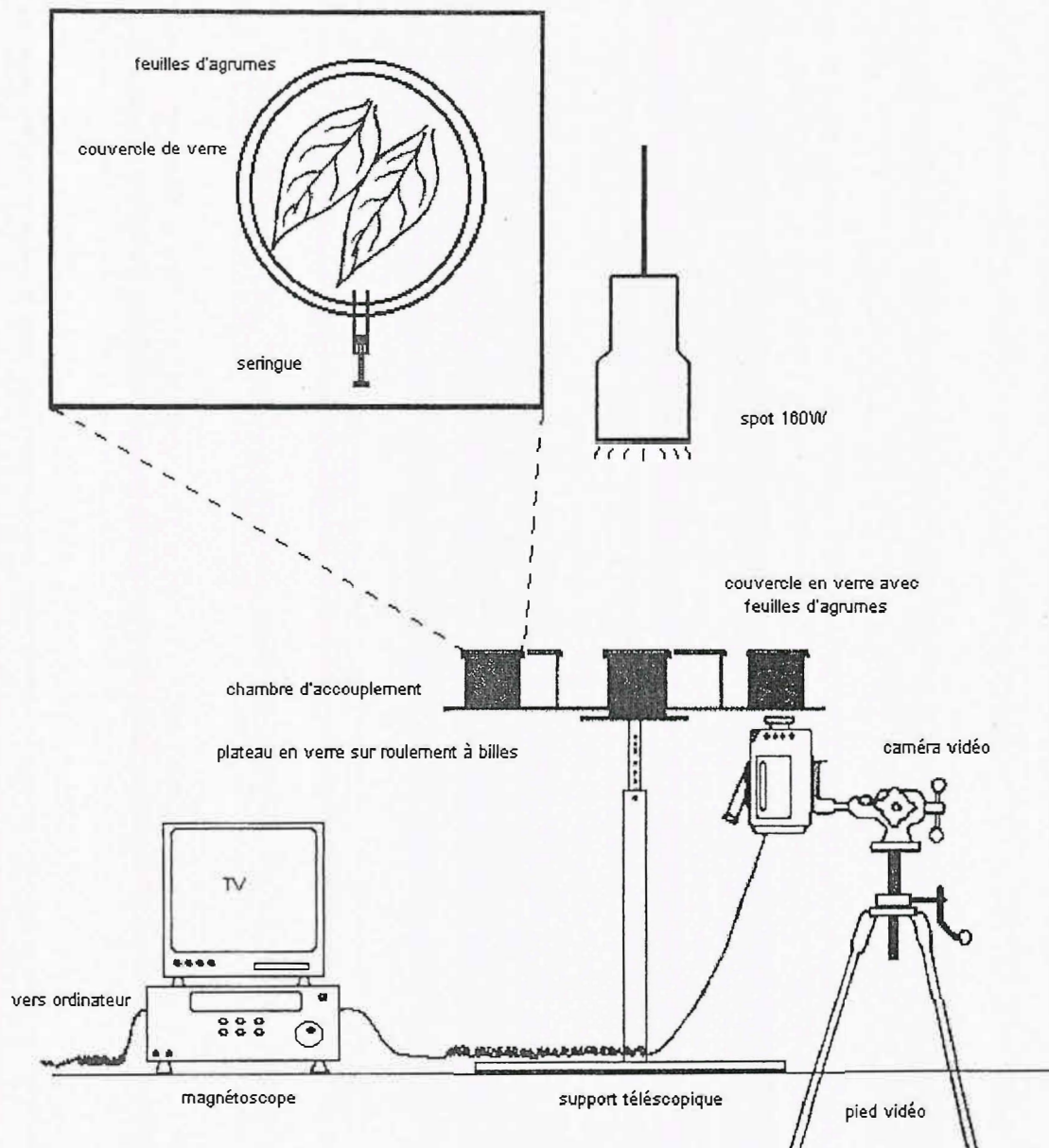


- ♦ doc.3 : Cycle biologique schématique des mouches des fruits (d'après fiche technique, CIRAD).

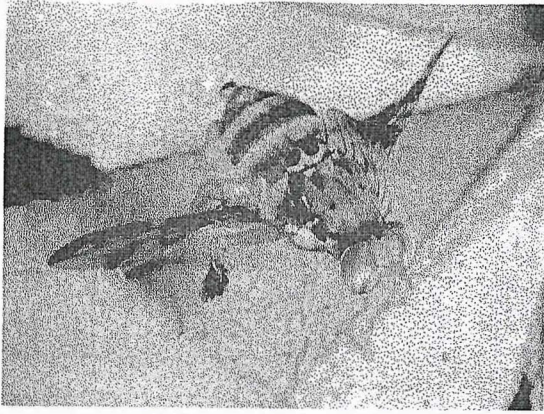
Noms vernaculaires	Noms scientifiques	Familles	Degré d'attaque
Annone	<i>Annona reticulata</i>	Annonacées	++++
Mangoustan	<i>Garcinia mangostona</i>	Guttifères	++
Avocat	<i>Persea gratissima</i>	Lauracées	++
Figuier	<i>Ficus carica</i>	Moracées	++
Banane	<i>Musa nana</i>	Musacées	+
Carambole	<i>Averrhoa carambola</i>	Oxalidacées	++
Papaye	<i>Carica papaya</i>	Passifloracées	++
Jujube	<i>Ziziphus Mauritiana</i>	Rhamnacées	++
Coing	<i>Cydonia vulgaris</i>	Rosacées	++
Bibace	<i>Eriobotrya japonica</i>	Rosacées	++++
Pomme	<i>Malus communis</i>	Rosacées	++
Poire	<i>Pirus communis</i>	Rosacées	+++
Abricot	<i>Prunus armeniaca</i>	Rosacées	++++
Prune	<i>Prunus domestica</i>	Rosacées	+++
Pêche	<i>Prunus persica</i>	Rosacées	++++
Litchi	<i>Litchi sinensis</i>	Sapindacées	++
Cacaoyer	<i>Theobroma cacao</i>	Sterculiacées	+++
Jamblong	<i>Syzygium cumini</i>	Myrtacées	++
Jam-rosat	<i>Syzygium jambos</i>	Myrtacées	++++
Jamlac	<i>Syzygium samarengense</i>	Myrtacées	+++
Goyavier	<i>Psidium cattleianum</i>	Myrtacées	+++
Goyave	<i>Psidium guajava</i>	Myrtacées	++++
Cerise	<i>Eugenia uniflora</i>	Myrtacées	++
Mangue	<i>Mangifera indica</i>	Anacardiacées	++++
Badamier	<i>Terminalia catappa</i>	Combretacées	+++
Bois malgache	<i>Ehretia sp.</i>	Boraginacées	+++
Café	<i>Coffea arabica</i>	Rubiacees	++++
Mandarine	<i>Citrus nobilis</i>	Rutacées	++
Orange	<i>Citrus sinensis</i>	Rutacées	++
Piment	<i>Capsicum frutescens</i>	Solanacées	+++
Bringellier	<i>Solanum auriculatum</i>	Solanacées	+++

Adultes obtenus ++++ très communément
 +++ communément
 ++ rarement
 + exceptionnellement

- ♦ doc.4 : Fruits hôtes de *C. rosa* en fonction de l'attaque plus ou moins prononcée qu'ils subissent (d'après Etienne, 1982).



◆ doc.5 : Dispositif vidéo (Franck, 1998 – modifié par dos Reis Correia, 1999)



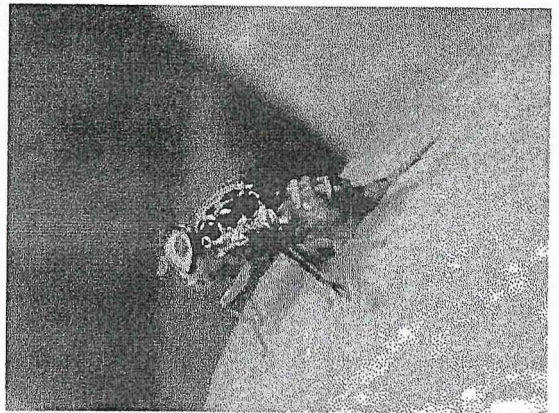
Mâle de *C. rosa* en appel



Mâle de *C. catoirii* en appel



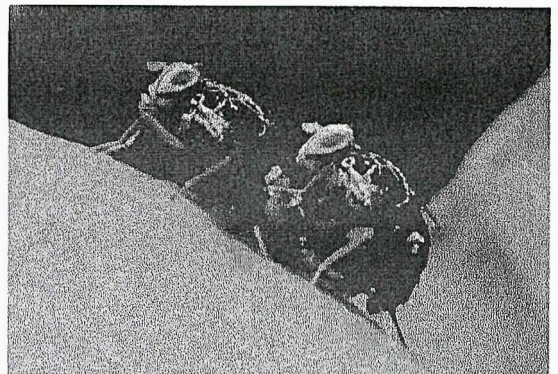
Femelle de *C. rosa* en ponte



Femelle de *C. catoirii*

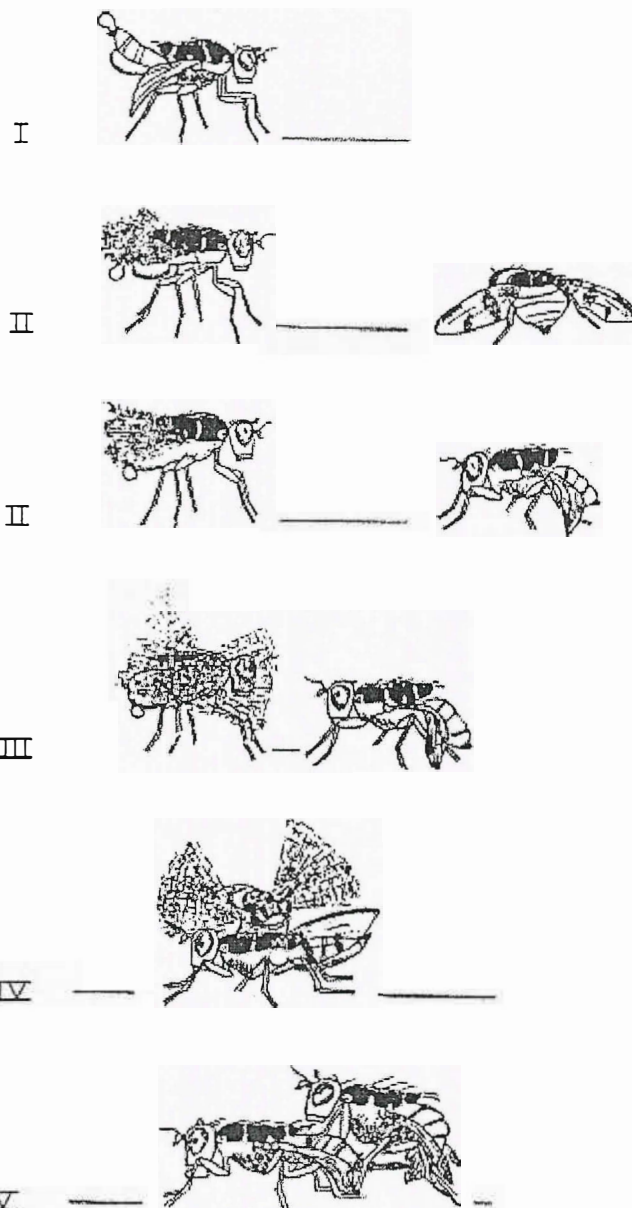


Mâle de *C. rosa* en fanning



Accouplement de *C. catoirii*

- ◆ doc.6 : Photos montrant le dimorphisme sexuel et des mâles en posture d'appel chez les espèces de l'étude (clichés d'A. Franck et D. Vincenot).



- La séquence générale de l'accouplement : État I du mâle (appel odorant) — Arrivée de la femelle — État II du mâle — Orientation de la femelle — État III du mâle — État IV. Assaut du mâle et accouplement V.

- ♦ doc.7 : Phases de la séquence de comportement de cour normale chez *C. capitata* (d'après FERON, 1962).

G1	G2	G3	G4	G5	G6	G7	G8	G9	G10		
F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9	F10	F11	
E1	E2	E3	E4	E5	E6	E7	E8	E9	E10	E11	
D1		D2	D3	D4	D5	D6	D7	D9	D10	D11	D12
C1	C2	C3	C4	C5	C6	C7	C8	C9	C10	C11	C12
B1	B2	B3	B4	B5	B6	B7	B8	B9	B10	B11	B12
						A7	A8	A9	A10	A11	A12

161(9)	74(12)	221(22)	292(46)	203(47)	168(31)	104(12)	183(33)	231(58)	142(22)		
31(0)	120(9)	159(21)	87(4)	135(14)	271(72)	484(67)	274(86)	451 (123)	238(69)	201(12)	
182(17)	173(19)	206(13)	233(5)	185(14)	180(11)	154(20)	162(11)	173(5)	195(18)	53(6)	
159(16)		387(45)	256(39)	162(12)	192(23)	277(32)	143(8)	172(17)	80(2)	199(7)	40(4)
186(14)	241(28)	209(10)	243(11)	249(18)	157(13)	116(11)	249(19)	31(0)	171(4)	46(1)	49(2)
235(17)	296(7)	194(8)	265(9)	118(7)	50(4)	212(13)	214(28)	267(29)	230(14)	153(4)	91(6)
					149(9)	153(15)	124(13)	221(11)	325(17)	101(8)	23(3)

Charge en fruits par arbre - (fruits au sol par arbre)

♦ doc.9 : Caractéristiques de chaque arbre de la parcelle (1).

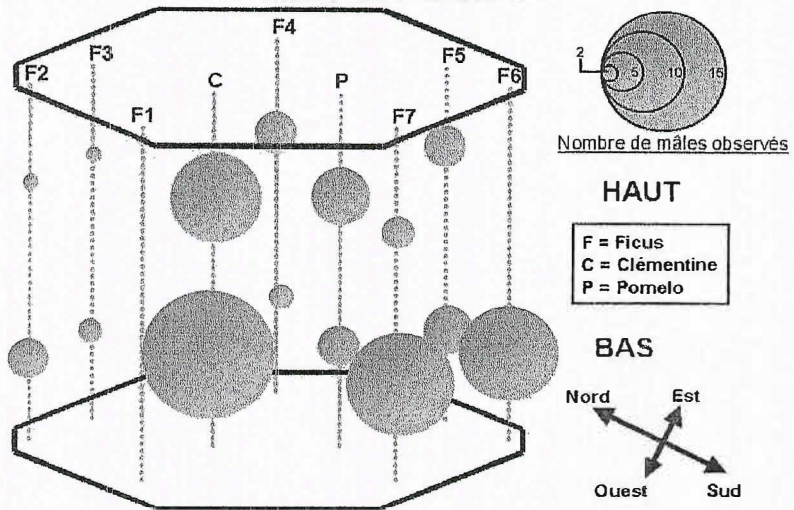
3.9 r=1.1	3.1 r=1.2	3.5 r=1.5	3.1 r=1.5	3.8 r=1.7	3.0 r=1.8	3.5 r=1.5	3.7 r=1.6	3.9 r=2.2	4.0 r=1.65		
2.6 r=1.1	3.1 r=0.9	4.0 r=0.8	3.4 r=1.4	3.9 r=0.6	3.8 r=1.6	4.2 r=2.0	3.7 r=1.7	4.2 r=2.5	3.2 r=1.8	1.7 r=1.53	
3.0 r=1.5	2.1 r=0.8	2.6 r=1.4	2.9 r=1.0	3.8 r=1.0	3.0 r=0.9	2.5 r=0.7	3.0 r=1.2	2.7 r=1.0	2.5 r=1.3	3.1 r=0.53	
2.5 r=1.40		3.0 r=2.2	3.0 r=1.9	3.1 r=1.6	2.9 r=1.5	3.1 r=2.3	2.6 r=1.1	2.4 r=1.6	2.6 r=0.9	3.0 r=1.5	2.7 r=1.0
2.2 r=1.7	2.5 r=1.9	3.0 r=1.1	2.7 r=1.5	3.8 r=1.3	2.3 r=1.8	2.6 r=1.6	2.7 r=2.0	2.4 r=1.1	2.9 r=1.7	2.0 r=1.1	1.9 r=1.1
2.9 r=1.7	3.0 r=2.0	3.9 r=1.9	2.8 r=1.6	2.2 r=1.8	2.6 r=1.7	2.7 r=1.4	2.2 r=1.4	2.2 r=1.9	2.3 r=1.9	2.5 r=1.2	2.4 r=0.9
					3.1 r=0.6	1.9 r=1.0	3.9 r=1.3	2.8 r=1.0	3.2 r=1.7	2.7 r=1.0	2.6 r=0.9
Taille des arbres (en m) : hauteur, et rayon (moyenne des 4 en direction des points cardinaux)											

♦ doc.9 : Caractéristiques de chaque arbre de la parcelle (2).

sur plantes hôtes et non-hôtes en cages d'extérieur(réplicat 1 :

13/05/99 ; observations à 17h30)

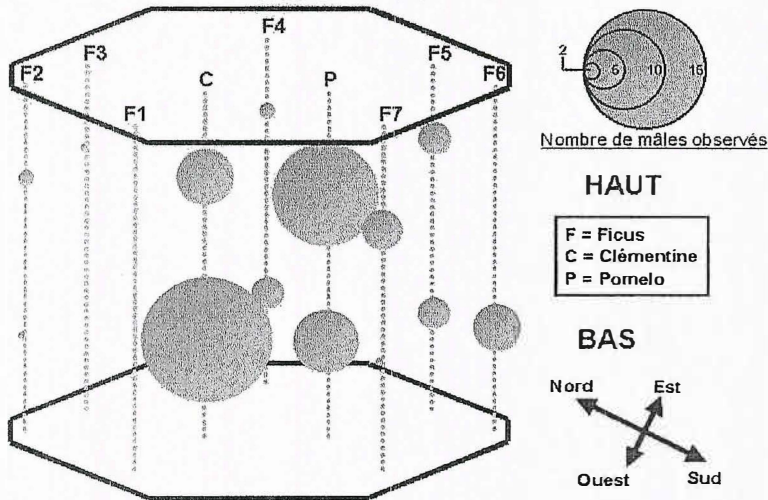
200 mâles - 200 femelles



Distribution spatiale des leks de C. rosa selon deux niveaux de hauteur
sur plantes hôtes et non-hôtes en cages d'extérieur(réplicat 3 :

27/05/99 ; observations à 17h30)

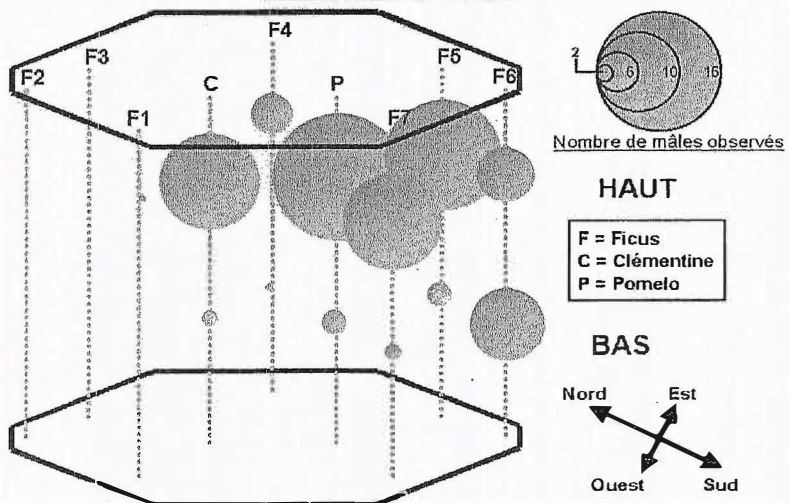
200 mâles - 200 femelles



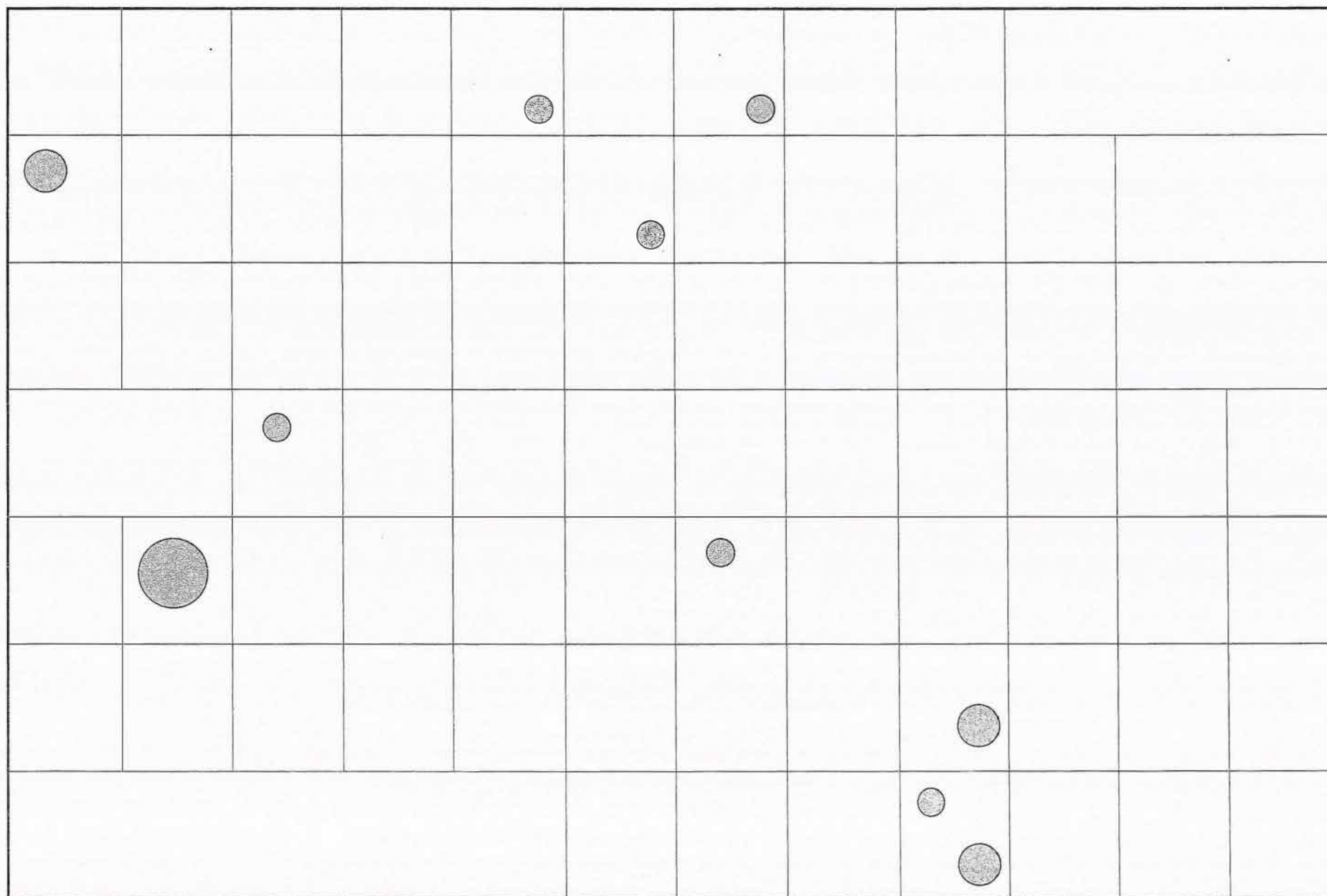
Distribution spatiale des leks de C. rosa selon deux niveaux de hauteur
sur plantes hôtes et non-hôtes en cages d'extérieur(réplicat 2 :

15/05/99 ; observations à 17h30)

200 mâles - 200 femelles



- ♦ doc.10 : Graphiques des distributions spatiales des mâles en appel pour chacune des répétitions de rythme circadien



Observations globales (2 réplicats effectifs) des appels phéromonaux chez les mâles de *C. rosa* (conditions naturelles)

LUTTE "RAISONNEE"
contre les
MOUCHES DES FRUITS

